А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ LI

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1966 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»



УДК 633.2/.3 : 581.15 : 631.8 : 581.5 : 581.55

В. Д. Лопатин и В. А. Зайкова

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЛУГОВ И ПРОГНОЗ ЭФФЕКТИВНОСТИ УДОБРЕНИЙ НА ОСНОВЕ ПРИНЦИПА ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИХ РЯДОВ В. Н. СУКАЧЕВА

С 3 рисунками

(Получено 22 III 1965)

В настоящей статье использованы материалы 4-летних (1961—1964 гг.) стационарных исследований лугов, расположенных в Кондопожском районе Карельской АССР близ дер. Вороново. Особенностью постановки этих исследований (Зайкова, 1962) является выбор постоянных площадок для наблюдений и опытов с типами лугов, расположенных в центральной, крайних и промежуточных точках эколого-фитоценотических рядов.

Первая часть статьи, излагающая анализ изменчивости лугов, написана авторами совместно, остальная часть — В. Д. Лопатиным.

Всего изучалось 7 типов лугов.

Площадка I — Festucetum pratensis leguminoso-herbosum, или луговосяничник бобово-разнотравный (центр экологических рядов, настоящие луга).

Площадка II — Agrostetum tenuis graminoso-leguminoso-herbosum, или обыкновеннополевичник злаково-бобово-разнотравный (среднее звено психрофильно-пустошного ряда *A* — ряда уменьшения богатства почв).

Площадка III — Nardetum graminoso-erectae potentilloso-herbosum, или белоусник злаково-калганово-разнотравный (крайнее звено ряда *A*).

Площадка IV — Deschampsietum nigrae caricoso-calamagrostiosum, или щучник обыкновенноосоково-незамечаемовейничный (среднее звено торфянистого или оксилофильного ряда *B* — ряда увеличения застойного увлажнения).

Площадка V — Caricetum nigrae rostratae-caricoso-agrostiosum caninae или обыкновенноосочник вздутоосоково-собачьеполевицевый (крайнее звено ряда *B*).

Площадка VI — Humidiherbetum alchemillosum или влажноразнотравник манжеточный (промежуточное звено в болотистом или гидрофильном ряду *D* — ряду увеличения проточного увлажнения).

Площадка VII — Caricetum acutae equisetosum fluviatili или остроосочник топянохвощевый (крайнее звено ряда *D*).

На табл. 2 и рис. 1, 2, 3 буквы *A*, *B*, *C*, *D* обозначают вышеперечисленные ряды.

Эвтрофно-ксерофитный ряд (*C*) на естественных лугах Карелии отсутствует. В нем могут быть помещены лишь сеяные луга.

В фитоценозах каждой стационарной площадки наблюдения велись на участках с естественной растительностью (контроль) и удобряемого варианта (опыт). Вносились следующие удобрения: известь по 1—2 т/га в 1961 и 1963 гг., РК — ежегодно; азотные — весной, фосфорные и калийные — осенью. При расчете норм и соотношений видов удобрений учитывались агрохимические свойства почв (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Нормы внесения удобрений в среднем за 4 года (действующее вещество, в кг/га)

Вид удобрения	Номер площадки						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
N	45	60	45	45	45	56	34
P_2O_5	45	41	41	41	41	45	30
K_2O	41	41	41	38	38	41	38

Пробные укосы для учета весового обилия видов растений отбирались с постоянно закрепленных в натуре площадок в 0.25 м² в четырехкрат-

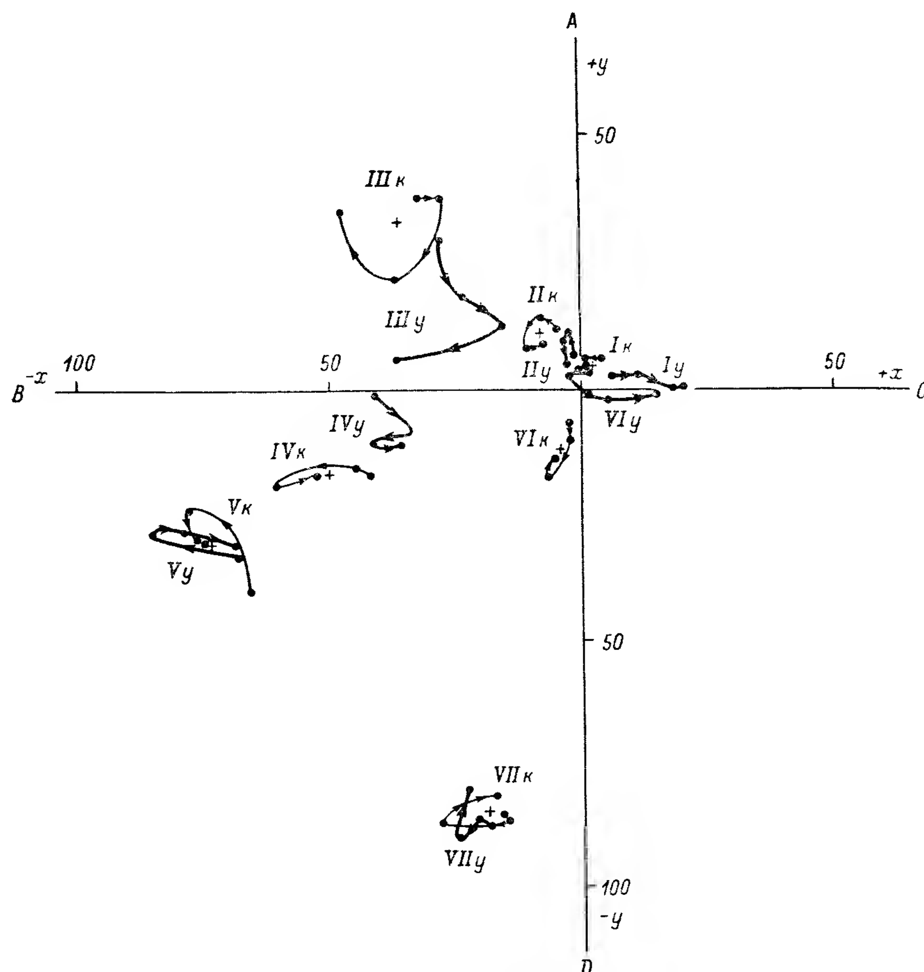


Рис. 1. Местоположение исследованных фитоценозов в эколого-фитоценотических рядах $A-D$.

Римскими цифрами обозначены номера стационарных площадок с соответствующими им фитоценозами. Добавление к римской цифре буквы «к» означает контрольный вариант, буквы «у» — удобренный. *Цифры на координатах* дают представление о масштабе графика. *В виде точек* нанесены местоположения всех исследованных фитоценозов за каждый год наблюдений. Точки контрольных вариантов соединены *тонкой линией*, удобренных — *утолщенной*. *Стрелки на линиях* показывают направление изменений положения фитоценозов от 1961 к 1964 г. *Крестиком* обозначено среднее из четырех лет положение контрольных вариантов фитоценозов.

ной повторности. На этих же площадках учитывался урожай отавы. Материал по пробным укосам частично опубликован В. А. Зайковой (1964).

Первоначально местоположение исследуемых фитоценозов в эколого-фитоценотических рядах определялось по схеме, разработанной для карельских лугов М. Л. Раменской (1958), но после расчета местоположения по нижеизлагаемому методу оно для некоторых фитоценозов довольно сильно изменилось (рис. 1).

Определение места в системе эколого-фитоценотических рядов производилось по соотношению веса экологических групп растений в пробном укосе, взятом в том или ином фитоценозе. Каждой экологической группе присвоен свой множитель согласно положению ее в системе координат, представляющих эколого-фитоценотические ряды. Максимальное расстояние от места пересечения координат до крайних точек в любую сторону условно принято за 100 единиц длины в соответствии со 100% веса пробного укоса. Направление удаления точки от центра рядов обозначается аналогично математическому обозначению координат: $\pm x$ (ось абсцисс) и $\pm y$ (ось ординат). Поскольку экологическая группа мезофитов должна находиться в центре рядов, ей присвоен множитель нуль. Фитоценоз, состоящий исключительно из мезофитов, будет занимать место пересечения координат. Уклонение от типичного мезофита в сторону психро-, оксило-, гидро- или эвтрофнофильности условно принято за $\frac{1}{4}$ от процента веса данного вида в пробном укосе. Если фитоценоз состоит на 100% из мезофитов с уклонением, например в сторону оксилофильности, то он будет находиться на расстоянии $100 \cdot \frac{1}{4} = 25$ единиц длины от центра. Направление будет определяться координатой $-x$, т. е. он расположится влево от центра, поскольку оксилофильным рядом является ряд B. Таким образом, множитель для экологической группы мезофитов с уклонением в сторону оксилофильности равен $\frac{1}{4} \cdot -x$, или $-\frac{x}{4}$. Для экологических групп с еще большим уклонением от типичных мезофитов, т. е. психро-, оксило- или гидромезофитов, расстояние условно принято за $\frac{1}{2}$, а для мезопсихрофитов, мезогидрофитов или мезоэвтрофных ксерофитов — за 1. Направление также определяется названием координаты ряда. Следовательно, для экологической группы психромезофитов множитель будет $\frac{1}{2} \cdot +y$, или $\frac{y}{2}$, для мезогидрофитов $1 \cdot -y$, или $-y$ и т. д. Для смешанных экологических групп дается двойной множитель. Благодаря наличию в такой группе дополнительного множителя положение этой группы в системе координат уклоняется от основной оси в соответствующую сторону. Наглядное представление о значениях множителей для каждой экологической группы и принципе их подбора дает табл. 2.

Для вычисления положения фитоценоза в системе координат вес растений каждой экологической группы (в процентах от веса всего укоса) умножается на принадлежащий ей множитель. Полученные результаты по всем группам, содержащимся в укосе, суммируются. Таким образом, получаются координаты фитоценоза, из которого отобран пробный укос, определяющие его местоположение в эколого-фитоценотических рядах (табл. 3). Множители подобраны с таким расчетом, чтобы колебания цифрового значения координат в любом ряду были возможны лишь в пределах от 0 до 100.

Поясним способ вычисления координат простейшим примером. В пробном укосе посева травосмеси имеются тимофеевка луговая (24.4%), клевер луговой (18.3%), овсяница луговая (32.4%), лисохвост луговой (18.8%) и мезофильное разнотравье (6.1%). Тимофеевка, клевер и мезофильное разнотравье относятся к экологической группе мезофитов (М), овсяница луговая и лисохвост луговой — к мезофитам, но первая с уклонением в сторону эвтрофнофильности (эМ), а второй — в сторону гидрофильности (гМ). На табл. 2 находим соответственные множители и производим не-

ТАБЛИЦА 2

Схема расположения экологических групп в эколого-фитоценотических рядах *A*—*D*

A

МПО $= -x+y$	МПОМ $= -\frac{x}{2}+y$	оМП $= -\frac{x}{4}+y$	МП $= +y$	эМП $= +\frac{x}{4}+y$	МПЭМ $= +\frac{x}{2}+y$	МПЭ $= +x+y$
МОПМ $= -x+\frac{y}{2}$	ПОМ $= -\frac{x}{2}+\frac{y}{2}$	оПМ $= -\frac{x}{4}+\frac{y}{2}$	ПМ $= +\frac{y}{2}$	эПМ $= +\frac{x}{4}+\frac{y}{2}$	ПЭМ $= +\frac{x}{2}+\frac{y}{2}$	МЭПМ $= +x+\frac{y}{2}$
пМО $= -x+\frac{y}{2}$	пОМ $= -\frac{x}{2}+\frac{y}{4}$	опМ $= -\frac{x}{4}+\frac{y}{4}$	пМ $= +\frac{y}{4}$	эпМ $= +\frac{x}{4}+\frac{y}{4}$	пЭМ $= +\frac{x}{2}+\frac{y}{4}$	пМЭ $= +x+\frac{y}{4}$
B МО $= -x$	ОМ $= -\frac{x}{2}$	оМ $= -\frac{x}{4}$	М $= 0$	эМ $= +\frac{x}{4}$	ЭМ $= +\frac{x}{2}$	МЭ $= +x$ C
гМО $= -x-\frac{y}{4}$	гОМ $= -\frac{x}{2}-\frac{y}{4}$	огМ $= -\frac{x}{4}-\frac{y}{4}$	гМ $= -\frac{y}{4}$	эгМ $= +\frac{x}{4}-\frac{y}{4}$	гЭМ $= +\frac{x}{2}-\frac{y}{4}$	гМЭ $= +x-\frac{y}{4}$
МОГМ $= -x-\frac{y}{2}$	ГОМ $= -\frac{x}{2}-\frac{y}{2}$	оГМ $= -\frac{x}{4}-\frac{y}{2}$	ГМ $= -\frac{y}{2}$	эГМ $= +\frac{x}{4}-\frac{y}{2}$	ЭГМ $= +\frac{x}{2}-\frac{y}{2}$	МЭГМ $= +x-\frac{y}{2}$
МГО $= -x-y$	МГОМ $= -\frac{x}{2}-y$	оМГ $= -\frac{x}{4}-y$	МГ $= -y$	эМГ $= +\frac{x}{4}-y$	МГЭМ $= +\frac{x}{2}-y$	МЭГ $= +x-y$

D

Примечание. *Слева* — шифр; *справа* — множитель данной экологической группы. *П* — психрофит, *О* — оксилофит, *Г* — гидрофит, *М* — мезофит; буквы *п*, *о*, *г*, *э* — уклонение от мезофита в сторону психрофильности, оксилофильности, гидрофильности и эвтрофности; *ПМ* — психромезофит, *МП* — мезопсихрофит (аналогично этому строятся и другие сочетания из двух заглавных букв). Смешанные группы, например: *пМО* — мезооксилофит с уклонением к психрофильности; *ГОМ* — гидрооксиломезофит; *МГО* — мезогидрооксилофит и *МОГМ* — мезооксилофитный гидромезофит (аналогично расшифровываются все другие смешанные группы). Оксилофитно-гидрофитные группы характерны для условий, переходных от настоящих лугов к эвтрофным болотам и водоемам северных районов, эвтрофно-гидрофитная группа — для тех же условий, но в более южных районах. Психрофитно-оксилофитные группы характерны для бедных и заболоченных почв северной тайги и лесотундры. Психрофитно-эвтрофные группы приурочиваются к скелетным и маломощным почвам южных районов. Эвтрофный ряд *C* заканчивается остепненными лугами.

обходимые расчеты. Мезофиты составляют 24.4+18.3+6.1=48.8%, множитель 0, произведение 48.8 · 0=0. Группа эМ (овсяница луговая) составляет 32.6%, множитель $+\frac{x}{4}$, произведение $32.6 \cdot +\frac{x}{4} = +8.1$ *x*. Группа гМ (лисохвост луговой) имеет вес 18.8%, множитель $-\frac{y}{4}$, произведение $18.8 \cdot -\frac{y}{4} = 4.7$ *y*. Суммируем результаты по всем экологическим группам и получаем координаты указанной травосмеси, равные +8.1 *x* и —4.7 *y*.

Приведенный пример взят из материалов наблюдений на сеяных лугах, так как аналогичный пример по естественным лугам, рассматриваемым в настоящей работе, был бы очень громоздким.

Принадлежность наиболее распространенных или характерных луговых растений к тем или иным экологическим группам видна из нижеприведенного списка (табл. 4). Последний составлен главным образом на основании литературных источников (Шенников, 1941; Чехонина, 1957; Раменская, 1958; Сырокомская и Понятовская, 1960, и др.) с изменениями и уточнениями по данным собственных наблюдений.

В табл. 2 и табл. 4 названия экологических групп зашифрованы. Расшифровка их дана в подписи к табл. 2.

На рис. 1 изображено положение в эколого-фитоценотических рядах луговых фитоценозов, изучавшихся на нашем луговом стационаре. На этом рисунке наглядно видны характер и степень изменчивости их экологического состава в зависимости от экотопических и антропогенных флуктуаций (Работнов, 1962 : 8), т. е. от изменений климатических условий в различные годы и под воздействием удобрений.

Изменения положения в рядах во всех естественных фитоценозах за все 4 года наблюдений (рис. 1) носят циклический характер и представляют собою незамкнутую окружность (площадки I, II, III, VII) или сильно вытянутый и также незамкнутый эллипс (площадки IV, V, VI), что говорит о явно экотопическо-флуктуационном характере этих изменений. Наоборот, изменения в экологическом составе под воздействием удобрений, как это хорошо видно на рис. 1, имеют сукцессионный ха-

ТАБЛИЦА 3

Координаты, определяющие положение фитоценозов в эколого-фитоценотических рядах

Сокращенное название фитоценозов	Контрольные варианты								Удобренные варианты								Среднее за 4 года			
	1961 г.		1962 г.		1963 г.		1964 г.		1961 г.		1962 г.		1963 г.		1964 г.		контрольные варианты		варианты удобренные	
	x	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*	*x*	*y*
I. Луговоовсяничник	+4	+6	+1	+6	+1	+5	0	+4	+6	+3	+11	+3	+18	0	+20	0	+2	+5	+14	+1
II. Обыкновеннополевичник	−5	+12	−8	+14	−11	+8	−8	+9	−2	+7	−3	+11	−3	+10	−2	+6	−8	+11	−3	+8
III. Белоусник	−32	+38	−28	+38	−37	+22	−48	+35	−28	+29	−23	+18	−16	+13	−36	+6	−36	+33	−26	+17
IV. Щучник	−42	−17	−45	−16	−61	−19	−53	−17	−41	−1	−34	−8	−42	−11	−36	−11	−50	−17	−38	−8
V. Обыкновенноосочник	−66	−40	−78	−24	−76	−30	−75	−30	−67	−33	−85	−28	−79	−28	−69	−31	−74	−31	−75	−30
VI. Влажноразнотравник	−2	−6	−2	−10	−7	−17	−5	−14	+1	+4	−2	+3	+5	−2	+15	−1	−4	−12	+5	−1
VII. Остроосочник	16	85	15	86	−28	86	17	81	−18	−87	21	−86	−25	90	−23	80	−19	−85	−22	86

ТАБЛИЦА 4

Распределение наиболее часто встречающихся луговых видов по экологическим группам

Вид	Экологическая группа	Вид	Экологическая группа
Agropyron repens (L.) P. B.	ЭМ	*C. rotundifolia* L.	М
Agrostis canina L.	МО	*Carum carvi* L.	М
A. tenuis Sibth.	пМ	*Centaurea jacea* L.	М
Alopecurus pratensis L.	гМ	*C. phrygia* L.	пМ
Anthoxanthum odoratum L.	опМ	*Cerastium holosteoides* Fr.	М
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	пМ	*Cirsium heterophyllum* (L.) Hill	опМ
C. lanceolata Roth	МГО	*C. palustre* (L.) Scop.	ОМ
C. neglecta (Ehrh.) P. B.	гОМ	*Comarum palustre* L.	МГО
Dactylis glomerata L.	ЭМ	*Coronaria flos cuculi* (L.) A. Br.	гОМ
Deschampsia caespitosa (L.) P. B.	оМ	*Dianthus deltoides* L.	пМ
Festuca ovina L.	МП	*Filipendula ulmaria* (L.) Max.	эГМ
F. pratensis Huds.	эМ	*Galium boreale* L.	М
F. rubra L.	М	*G. mollugo* L.	М
Nardus stricta L.	оМП	*G. palustre* L.	МГО
Phleum pratense L.	М	*G. uliginosum* L.	МГО
Poa palustris L.	оГМ	*Geum rivale* L.	гМ
P. pratensis L.	М	*Geranium silvaticum* L.	М
P. trivialis L.	М	*Hieracium pratense* Tausch.	М
Lathyrus pratensis L.	М	*H. umbellatum* L.	М
Trifolium hybridum L.	оМ	*Hypericum maculatum* Crantz	М
T. pratense L.	М	*Knautia arvensis* (L.) Coult.	пМ
T. repens L.	М	*Leontodon autumnalis* L.	М
T. spadiceum L.	пОМ	*Leucanthemum vulgare* (L.) Lam.	пМ
Vicia cracca L.	М	*Lythrum salicaria* L.	МГ
V. sepium L.	М	*Menyanthes trifoliata* L.	МГО
Carex acuta L.	МГ	*Myosotis palustris* Lam.	ГМ
C. caespitosa L.	эМГ	*Peucedanum palustre* (L.) Moench	МГО
C. canescens L.	гМО	*Pimpinella saxifraga* L.	пМ
C. flava L.	ОМ	*Plantago major* L.	М
C. leporina L.	гМО	*Polygonum viviparum* L.	опМ
C. nigra (L.) Reichard	МО	*Prunella vulgaris* L.	М
C. pallescens L.	М	*Ranunculus acer* L.	М
C. rostrata Stokes	МГО	*R. auricomus* L.	М
C. vesicaria L.	эМГ	*R. polyanthemus* L.	пМ
Heleocharis palustris (L.) R. Br.	МГ	*R. repens* L.	ГМ
Juncus conglomeratus L.	МО	*Rhinantus major* Ehrh.	М
J. filiformis L.	гоМ	*Rh. minor* L.	М
Luzula multiflora (Ehrh.) Lej.	пМ	*Rumex acetosa* L.	М
Equisetum fluviatile L.	МГ	*Scutellaria galericulata* L.	оМГ
E. palustre L.	МО	*Stellaria graminea* L.	М
Achillea millefolium L.	М	*S. palustris* Retz.	оГМ
Alchemilla micans Bus.	М	*Taraxacum officinale* Web.	М
A. sarmatica Juz.	М	*Trollius europaeus* L.	ГМ
A. pastoralis Bus.	М	*Urtica dioica* L.	ЭМ
A. acutangula Bus.	гМ	*Veronica chamaedrys* L.	М
Angelica silvestris L.	М	*V. longifolia* L.	ГМ
Anthriscus silvestris (L.) Hoffm.	М	*V. officinalis* L.	пМ
Campanula glomerata L.	М	*Viola canina* L.	М
C. patula L.	М	*V. palustris* L.	МОГМ

рактер. Большей частью в схеме рядов они более или менее далеко отодвигаются от неудобренных вариантов. Исключение составляют фитоценозы, занимающие наиболее крайнее положение в гидрофильном и оксилофильном рядах. Здесь разница положения в системе рядов удобренных и естественных вариантов не является принципиальной.

Анализ изменения положения естественных фитоценозов в схеме рядов показывает, что экологический состав никогда полностью не соответствует условиям данного года. Изменение его запаздывает и отражает условия предыдущего года. Особенно это хорошо видно при сравнении положения фитоценозов в 1962 и 1963 гг.

В резко засушливом 1963 г. благодаря влиянию необычайно влажного лета 1962 г. экологический состав изменился в сторону увеличения количества гидрофитов на V и VI площадках и оксилофитов на IV и VII площадках и в сторону уменьшения количества психрофитов на II и III площадках. Лишь на I площадке, занимающей центральное положение, изменение условий года на экологическом составе очень мало сказывается, поскольку он состоит почти из одних мезофитов.

После засушливого 1963 г. экологический состав на большинстве площадок в 1964 г. изменился в противоположном направлении, но при этом проявились некоторые особенности, присущие каждому фитоценозу. В белоуснике (III) увеличение количества психрофитов сопровождается увеличением содержания оксилофитов; в остроосочнике (VII) и щучнике (IV) уменьшение оксилофитов шло одновременно с уменьшением гидрофитов. В обыкновеннополевичнике (II) содержание психрофитов возросло мало, но зато сильно уменьшилась доля оксилофитов. Очень мало изменился экологический состав в лугоовсяничнике (I) и почти не изменился в обыкновенноосочнике (V). Здесь засушливость 1963 г. не оказала заметного влияния, так как обыкновенноосочник развивается в условиях обильного застойного увлажнения. Интересно отметить, что на столь же увлажненном, но проточной водой остроосочнике засуха 1963 г. сказалась значительно. Здесь в 1964 г. заметно уменьшилось содержание гидрофитов и оксилофитов.

Не менее показательны изменения в экологическом составе и для удобрявшихся вариантов тех же луговых фитоценозов. В лугоовсяничнике (I) и влажноразнотравнике (VI) экологический состав резко отличается от такового в естественных неудобрявшихся вариантах с первого же года наблюдений, а в последующие годы все больше и больше увеличивается в них содержание эвтрофных экологических групп и уменьшается количество гидрофитов и психрофитов. Значение изменений условий года ничтожно по сравнению с влиянием удобрений.

В обыкновеннополевичнике (II) под воздействием удобрений заметно уменьшается доля оксилофитов и в меньшей степени — психрофитов. Но изменение условий года сказывается почти так же сильно, как и на удобряемом варианте. В щучнике (IV) влияние удобрений абсолютно превалировало в первый год опыта, но затем стало весьма заметно влияние экотопической флуктуации. На удобренном белоуснике (III) условия года сильно сказались лишь в 1964 г., когда наряду с продолжающимся из года в год уменьшением количества психрофитов, так же как и на неудобренном лугу, увеличилось содержание оксилофитов. В обыкновенноосочнике (V) в неудобренном варианте в различные годы изменяется преимущественно количество гидрофитов, а в удобренном — оксилофитов. В остроосочнике эти зависимости обратные.

Степень изменчивости в экологическом составе фитоценозов может быть выражена количественно по известной формуле:

$$AB = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}$$

или непосредственным измерением расстояния на графике между сравниваемыми фитоценозами. При масштабе графика $1x$ или $1y = 1$ мм цифры (в мм) получаются одинаковые. AB — расстояние между двумя фитоценозами; x_1 и y_1 — координаты первого фитоценоза; x_2 и y_2 — координаты другого фитоценоза.

В табл. 5 приведена степень изменчивости экологического состава фитоценозов под воздействием экотопической флуктуации и внесения удобрений, выраженная в единицах длины по разнице мест, занимаемых травостоями одного и того же фитоценоза в разные годы в эколого-фитоценотических рядах.

В наибольшей степени изменился экологический состав под воздействием экотопической флуктуации в обыкновеннополевичнике, белоуснике, щучнике, влажноразнотравнике и остроосочнике после необычно влажного холодного лета 1962 г. В лугоовсяничнике и обыкновенно-

ТАБЛИЦА 5

Степень изменчивости экологического состава фитоценозов, определенная по разнице их местоположений в эколого-фитоценотических рядах

Сокращенное название фитоценозов	Разница между годами						Разница между контролем и опытом			
	контрольные варианты			удобренные варианты						
	1961–1962 гг.	1962–1963 гг.	1963–1964 гг.	1961–1962 гг.	1962–1963 гг.	1963–1964 гг.	1961 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.
I. Лугоовсяничник	3	1	1	5	6	2	4	10	18	20
II. Обыкновеннополевичник	4	7	3	4	1	4	6	7	9	7
III. Белоусник	4	18	17	12	9	21	10	21	17	31
IV. Щучник	3	16	7	9	9	6	16	14	20	18
V. Обыкновенноосочник . . .	20	6	1	19	6	10	7	8	4	7
VI. Влажноразнотравник . . .	4	9	4	3	9	10	10	13	19	24
VII. Остроосочник	1	13	12	3	7	10	3	6	5	6

осочнике наибольшие изменения произошли после 1961 г. В последующие годы в этих двух ценозах экологический состав очень мало менялся.

В удобренных вариантах наибольшая разница в экологическом составе большинства фитоценозов (площадки II, III, VI, VII) была на четвертый год внесения удобрений, после резко засушливого лета 1963 г. В удобренном обыкновенноосочнике, так же как и в неудобренном, экологический состав резко изменился после первого года опытов. В лугоовсяничнике и щучнике изменения были наименее значительны в последние годы опыта и одинаковы в первые годы.

Очень интересны сравнения изменения в экологическом составе фитоценозов под воздействием удобрений (табл. 5, правая часть). Здесь сопоставлялись контрольный и опытный варианты одного и того же фитоценоза за каждый год. Весьма отчетливо видно большое и прогрессирующее расхождение в экологическом составе из года в год у лугоовсяничника, белоусника, влажноразнотравника. Слабое воздействие на экологический состав оказали удобрения в обыкновеннополевичнике, остро- и обыкновенноосочниках. На щучник удобрения повлияли сильно с первого года, но в дальнейшем прогрессирующего расхождения в экологическом составе между контрольным и опытным вариантом почти не было.

Стационарные исследования, в основу которых положены эколого-фитоценотические ряды и разработанный метод определения положения фитоценозов в системе эколого-фитоценотических рядов по их экологическому составу, позволили перейти к прогнозам изменения тех или иных качеств фитоценозов в зависимости от их положения в этих рядах (в том числе и качеств, имеющих практическое значение).

Взаимосвязь между свойствами растительного покрова и условиями среды установлена давно. Полвека назад В. Н. Сукачев (1915, 1927) выразил эту взаимосвязь графически, в виде эдафическо-фитосоциальных рядов, называемых в настоящее время эколого-фитоценотическими рядами. Схема этих рядов настолько хорошо и наглядно отражает связь растительности и местообитания, что она выдержала испытание временем и до сих пор принципиально не изменилась. Она применяется для анализа взаимосвязи с условиями среды не только лесной, но также болотной и луговой растительности. Большие научные возможности принципа Сукачева, заключенного в предложенной им схеме эколого-фитоценотических рядов, взяты нами в качестве теоретической основы предлагаемого здесь способа предсказания изменения различных свойств ценозов в зависимости от их положения в рядах. Этот метод показан на примере прогноза прибавки урожая при внесении минеральных удобрений для

любого типа луга на территории Карельской АССР. Такой метод, очевидно, можно использовать и для лугов других территорий, а аналогичные методы — для других типов растительности.

В нашем распоряжении имелся материал, собранный и обработанный В. А. Зайковой, по эффективности удобрений за 4 года (1961—1964 гг.) на всех указанных выше 7 типах лугов. Эти данные (табл. 6, последняя графа) нанесены на график (рис. 2). Местоположение той или иной прибавки урожая, выраженной в килограммах кормовых единиц[1] на 1 кг действующего вещества азота удобрений, определялось по эмпирическим кривым (рис. 3, *1*), проведенным по трем известным из опытов точкам для каждого ряда. Длина кривых соответствует расстоянию от центрального фитоценоза (I) до крайних (III, V, VII).

Изменения расстояний по направлению от крайнего фитоценоза к центральному для каждой промежуточной величины прибавки могут быть выражены математически. Для рядов *A* и *D* они определяются по формуле

$$r = R\sqrt[3]{\frac{p_n - p_b}{p_a - p_b}},$$

для ряда *B* — по формуле

$$r = R\sqrt{\frac{p_n - p_b}{p_a - p_b}},$$

где r — расстояние от крайнего ценоза до положения наперед заданной величины прибавки урожая; R — расстояние от крайнего до центрального ценоза; p_n — величина наперед заданной (промежуточной) прибавки урожая; p_a — прибавка урожая в центральном ценозе; p_b — прибавка урожая в крайнем ценозе. Сопоставления значений r, вычисленных по

[1] Количество кормовых единиц вычисляли следующим образом. Определялась прибавка урожая на 1 кг действующего азота, которая умножалась на коэффициент, выражающий содержание кормовых единиц в 1 кг сена согласно справочнику под редакцией М. Ф. Томмэ (1960). Для I и II фитоценозов данный коэффициент равен 0.51, для III — 0.38, IV — 0.40, V — 0.36, VI — 0.46, для VII — 0.39.

ТАБЛИЦА 6

Соотношение подземной (п. ч.) и надземной (н. ч.) растительной массы в фитоценозах и ее прироста при удобрении за последний, 1964 год наблюдений

Сокращенное название фитоценозов	Варианты: контрольные, п. ч.	Варианты: контрольные, н. ч.	Варианты: удобренные, п. ч.	Варианты: удобренные, н. ч.	Прирост массы корней в удобренном варианте	Прирост массы корней в удобренном варианте, в процентах к контролю	Прирост на 1 кг внесенного азота: п. ч.	Прирост на 1 кг внесенного азота: н. ч.	Прирост на 1 кг внесенного азота: сумма	Прирост на 1 кг внесенного азота: п. ч.	Прирост на 1 кг внесенного азота: н. ч.	Прирост на 1 кг внесенного азота: эффект удобрений в кормовых единицах, среднее за 4 года
	воздушно-сухой вес (в ц/га)					в процентах к контролю	воздушно-сухой вес (в кг/га)			в процентах от всей массы		
I. Лугоовсяничник	84	59	89	123	5	6	11	142	153	7	93	41
II. Обыкновеннополевичник . . .	93	16	115	56	22	24	37	67	104	36	64	24
III. Белоусник	133	22	222	48	89	67	198	53	251	79	21	17
IV. Щучник	164	41	212	58	48	28	106	38	144	73	27	15
V. Обыкновенноосочник	456	12	640	30	184	40	409	40	449	91	9	11
VI. Влажноразнотравник	80	22	98	68	18	23	33	77	110	30	70	25
VII. Остроосочник	244	13	440	19	196	80	436	14	450	97	3	7

указанным формулам и определенных по эмпирическим кривым, показывают, что они близки. Расхождения в величине прибавки урожая не выходят за пределы возможных ошибок, обусловленных разногодичной изменчивостью, даже если пользоваться одной первой формулой для всех рядов. Очевидно, кубичная зависимость увеличения прибавки урожая

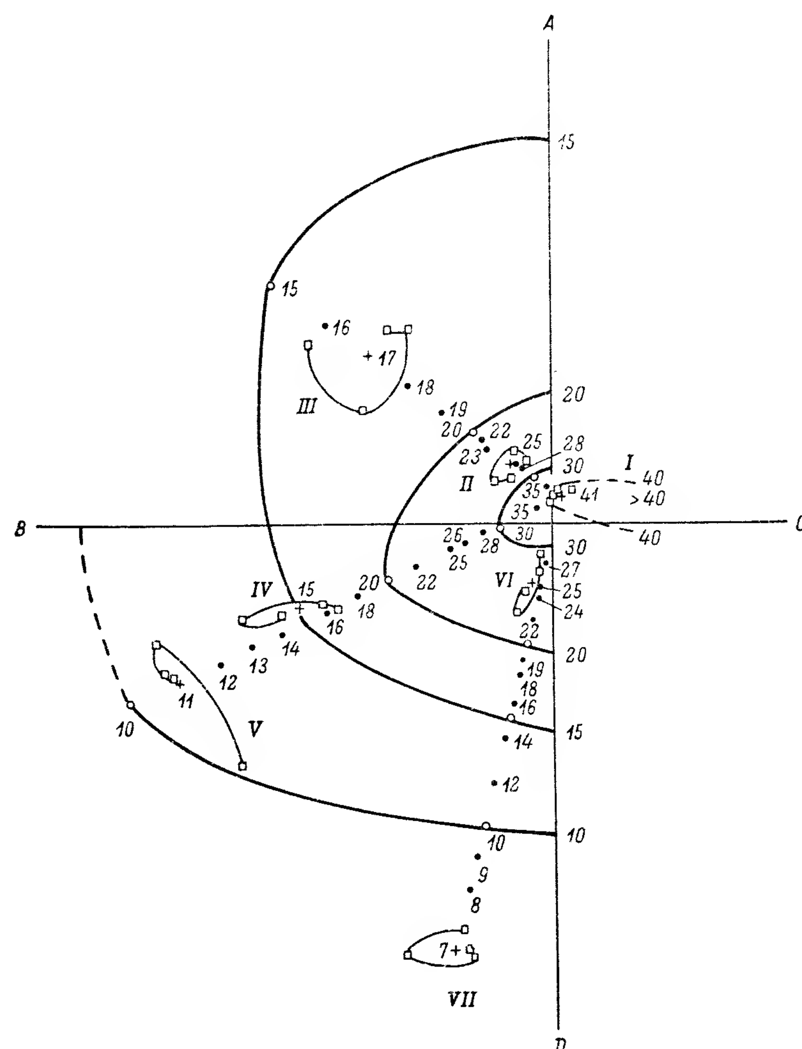


Рис. 2. График прогнозов эффективности удобрений.

Точки с цифрами — местоположение в графике прибавок урожая, выраженных в килограммах кормовых единиц на 1 кг внесенного азота; *римские цифры* — номера стационарных площадок; *крестики* — их среднее положение за четыре года, *квадраты* — положение за каждый год опытов (подробнее см. в тексте).

под воздействием удобрений от краевых ценозов к центральному наиболее правильно отражает существующую закономерность.

На графике (рис. 2) нанесены точки с той или иной прибавкой урожая (в кормовых единицах на 1 га на 1 кг действующего вещества азота поверхностно внесенных удобрений) в каждом ряду, согласно определений по эмпирическим кривым. Точки с одинаковым значением прибавки соединены изолиниями. В связи с мелким масштабом графика нанесены лишь изолинии 10, 15, 20, 30, 40. Пунктиром даны изолинии предполагаемой прибавки без обоснования прямыми данными. При большем масштабе нетрудно нанести изолинии с градациями в 1 кг кормовых единиц.

Чтобы определить прибавку урожая при удобрении интересующего нас фитоценоза, надо нанести его положение на график, согласно координатам, вычисленным по соотношению экологических групп растений в пробном укосе. Искомая прибавка урожая находится по ближайшим к точке, занимаемой ценозом, изолиниям.

На график (рис. 3), кроме среднего положения исследованных фитоценозов, нанесены местоположения их за каждый год, определяющие изменчивость их экологического состава в зависимости от условий разных лет. Среднее местоположение ценозов за период с 1961 по 1964 г., вероятно, очень правильно отражает наиболее типичные условия среды. В 1961 г. экологический состав ценозов соответствовал сухому теплому лету 1960 г. В 1962 и 1963 гг. в нем отразились условия дождливого и теплого лета 1961 г. и очень влажного и холодного лета 1962 г., а в 1964 г. — условия резко засушливого с раннелетними заморозками вегетационного периода 1963 г. Таким образом, в среднем за эти 4 года имелся почти полный

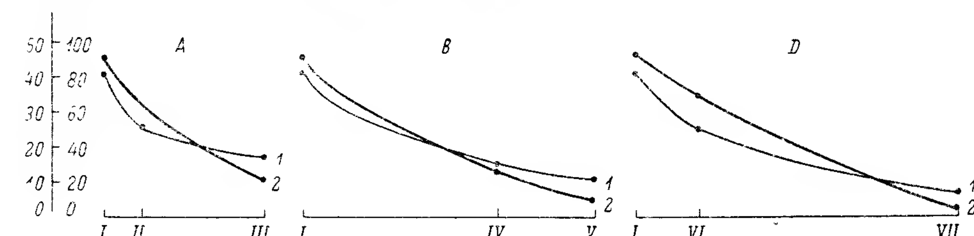


Рис. 3. Изменения под воздействием удобрений прибавки урожая и прироста надземной части фитоценоза по отношению к его общему приросту в зависимости от положения в эколого-фитоценотических рядах.

1 — кривая прибавки урожая (в кормовых единицах на 1 кг азота); *2* — кривая прироста надземной массы (в процентах от общей массы; корни и трава вместе). *Слева* — вертикальный масштаб для первой кривой; *справа* — для второй. *I—VII* — номера стационарных площадок. *A*, *B*, *Д* — эколого-фитоценотические ряды.

набор самых различных по условиям погоды летних сезонов: двух сухих, двух влажных, двух теплых и двух прохладных.

Вычисленные по месту на графике наибольшие отклонения прибавки урожая от средних, обязанные разногодичной изменчивости, колеблются (в кормовых единицах на 1 кг азота) для лугоовсяничника от —3 до +1, обыкновенновполевичника — от —1 до +4, белоусника и обыкновенноосочника — от —1 до +1, щучника — от —2 до +2, влажноразнотравника — от —3 до +4 и остроосочника — от —0.2 до +0.2. Наибольшие относительные отклонения от средних величин наблюдаются у щучника (18%) и влажноразнотравника (до 16%) и наименьшие — у ценозов, занимающих крайнее положение в рядах (от 3 до 9%).

Данными прогнозов прибавки урожая можно пользоваться лишь как средними за 4 года в пределах нормы (при поверхностном внесении удобрений) от 30 до 60 кг/га действующего вещества азота при условии, что другие виды удобрений вносятся в соответствии с азотными с учетом богатства почвы подвижным фосфором и калием, а также с учетом гидролитической кислотности. В отдельные годы прибавка урожая может значительно колебаться, но в среднем за 4 года не должна отклоняться от найденной по графику величины более чем на 18—20%.

Причины прогрессирующего падения эффективности удобрений от лучших (центральных в схеме) местообитаний к худшим в значительной степени определяются изменением соотношений прироста подземной и надземной растительной массы ценозов в зависимости от их положения в эколого-фитоценотических рядах, пропорционально расстоянию от центра рядов. В литературе давно отмечалось, что чем хуже условия местообитания, тем относительно больше у растений в фитоценозе образуется корней. По данным В. Р. Волобуева (1963 : 134), использовавшего большое количество литературы, отношение подземной растительной массы к над-

земной от тундры и пустыни к лесостепи изменяется от 20 : 1 до 0.26 : 1 (пересчитано мной). Им же (Волобуев, 1963 : 143) приводятся величины отношения годичного опада корневой массы к годичному приросту: пустыня — 5 : 1, полупустыня — 3 : 1, сухие степи — 2 : 1, условия уравновешенного уравнения — 1 : 1, высокоувлажненные условия — 0.5 : 1. Из этого вытекает, что чем суровее условия местообитания, тем относительно больше прирост корней. Внесение удобрений изменяет эти соотношения, оказывая влияние, аналогичное улучшению условий существования. По данным автора (Лопатин, 1964 : 137), при увеличении дозы удобрений в посеве клевера с тимофеевкой 5-летней давности отношение массы корней к надземной массе изменилось с 5.6 : 1 до 1.5 : 1 в течение одного вегетационного периода. Подобная закономерность четко выявляется и на материале наших наблюдений на естественных лугах.

В табл. 6 приведены данные о соотношении подземной и надземной растительной массы и прироста ее при удобрении за последний год наблюдений.[1] На удобренных участках, следовательно, проявляется последействие удобрений, внесенных в прошлые годы. Из этих данных видно, что по мере удаления от центра рядов в сторону крайних условий уменьшаются абсолютное количество и прирост надземной массы и очень резко увеличивается масса корней.

Сопоставление кривых эффективности удобрений с кривыми урожая трав по отношению к общей растительной массе ценоза в зависимости от положения в эколого-фитоценотических рядах (рис. 3) четко показывает очень близкий характер этих кривых. Правда, кривые, выражающие соотношение корней и травы, понижаются резче, чем кривые эффективности удобрений. Они пересекаются в тех местах, где в рядах появляются торфянистые почвы. В таких почвах совершенно невозможно отделить применяемыми нами методами отмершие, но не тронутые разложением корни. Поэтому неизбежно получаются преувеличенные данные о массе корней, что и отражается на графике. Если бы этого не было, кривые, вероятно, имели бы полностью идентичный характер.

Из вышеизложенного совершенно ясно, что в разных условиях растительность использует удобрения примерно одинаково, но в оптимальных условиях они идут почти исключительно на построение надземной растительной массы, т. е. на формирование урожая надземной части трав. По мере же удаления от оптимума все большая и большая доля удобрений аккумулируется в корневых системах. Этим и объясняется резкое уменьшение эффективности действия удобрений на растительность лугов в направлении от центра рядов к периферии.

ЛИТЕРАТУРА

В о л о б у е в В. Р. (1963). Экология почв. — З а й к о в а В. А. (1962). К постановке исследований по поверхностному улучшению луговой растительности Карелии. Бот. журн., 2. — З а й к о в а В. А. (1964). Динамика урожая луговых фитоценозов в зависимости от экологических условий и внесения удобрений. Бот. журн., 4. — Л о п а т и н В. Д. (1964). Изменение ботанического и химического составов травостоя и корней на культурном пастбище под воздействием удобрений. Уч. зап. Петрозаводск. гос. унив., XII, 2. — Р а б о т н о в Т. А. (1962). Изменчивость луговых ценозов и ее значение для практики геоботанических исследований. В сб.: Геоботаническое изучение лугов. — Р а м е н с к а я М. Л. (1958). Луговая растительность Карелии. — С у к а ч е в В. Н. (1915). Введение в изучение растительных сообществ. — С у к а ч е в В. Н. (1927). Краткое руководство к исследованию типов леса. — С ы р о к о м с к а я И. В. и В. М. П о н я т о в с к а я. (1960). Эколого-биологическая характеристика некоторых луговых ассоциаций. Тр. БИНа, сер. III, 12. — Т о м м э М. Ф. (ред.). (1960). Нормы кормления и рационы для сельскохозяйственных животных. 3-е изд. — Ч е х о н и н а М. В. (1957). Основные типы луговой растительности Карельской АССР. Уч. зап. Петрозаводск. гос. унив., VIII, 3. — Ш а л ы т М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. Полев. геобот., II. — Ш е н н и к о в А. П. (1941). Луговедение.

[1] Надземная масса травостоя определялась путем отбора пробных укосов на закрепленных в натуре постоянных площадках в четырехкратной повторности при высоте срезания 5—7 см. Масса подземных органов (корней) определялась методом отбора монолитов на глубину массового распространения корней (Шалыт, 1960).

Петрозаводский
государственный университет,
Институт биологии.

THE ANALYSIS OF VARIATION OF MEADOWS AND THE FORECASTS, OF THE EFFICIENCY OF FERTILIZERS BASED ON V. N. SUKACHEV'S PRINCIPLE OF ECOLOGO-PHYTOCOENOTIC SERIES

By V. D. Lopatin and V. A. Zaykova

SUMMARY

On the basis of four year's studies of seven meadow coenoses occupying certain definite positions in the system of ecologo-phytocoenotic series (in the middle, in the extreme terminal and in the intermediary points) a method of calculation of coordinates for the determination of the position occupied hy phytocoenoses in these series was elaborated, hased on the proportions of weights of different ecological groups of plants in a sample cut (see fig. 1). The positions and the coenoses studied every year and their average positions are plotted on a diagram (see fig. 2).

It was shown hy the studies of variation that the changes in the ecological composition resulting from the changes of climatic conditions from year to year, fall hehind the latter changes. The variation of the natural coenoses from year to year is periodical in character. The effect of fertilizers in all the coenoses except those occupying the extreme terminal positions in the series B and D, results in the variation successional in character.

A diagram of forecasts of the sward yield increase in response to the application of fertilizers is shown in fig. 3 for any type of meadow. The estimate of the expected increase is based on the position of the given type of meadow in the ecologo-phytocoenotic series. The efficiency of fertilizers decreases ahruptly from the middle of the series towards their ends. Under optimal conditions the application of fertilizers results in the increase of the yield of green matter, while at the extreme terminal points of the series it results mainly in the increase of the mass of the roots (see fig. 4).

УДК 581.9 : 581.524.4 : 552 (471.501)

К. Н. Игошина

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГИПЕРБАЗИТАХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА (НА ПРИМЕРЕ ГОРЫ РАЙ-ИЗ)

С 4 рисунками

(Получено 8 VII 1965)

В осевой полосе Полярного Урала, представленной преимущественно метаморфической толщей палеозоя доордовикского возраста, местами выступают крупные массивы интрузий гипербазитов. Такова, например, гора Рай-Из, состоящая преимущественно из дунитов и перидотитов — горных пород, обогащенных оливином. С севера и востока ее окружают горные хребты, сложенные в основном кристаллическими зелеными сланцами (ханмейской и лонгот-юганской серий; см. Караченцев и др., 1964).

Растительный покров и флора гипербазитовых и сланцевых гор заметно отличаются друг от друга. Так, флора высших растений горы Рай-Из по числу видов вдвое беднее, чем на соседней Сланцевой горе. Кроме растений, общих для обеих гор, на Рай-Изе выделяется группа видов, специфичных для нее и редко встречающихся на сланцах. С другой стороны, ряд обычных на сланцах растений полностью отсутствует на горе Рай-Из. В свое время Б. Н. Городков (1926, 1935) подчеркнул разницу в характере тундровых ассоциаций на перидотитах и габбро; он указал на отсутствие ольхи на Рай-Изе и на бедность лишайниками ее осыпей и россыпей. Особенности растительного мира на гипербазитах Урала отмечались и другими исследователями (Высоцкий, 1904; Сочава, 1927; Тюлина, 1929; Горчаковский и Архипова, 1964, и др.). Богатая литература, посвященная проблеме «серпентинной флоры» (серпентиниты — метаморфические производные гипербазитов), существует за рубежом.

В настоящей статье дается описание растительности и флоры горы Рай-Из на фоне растительного мира сланцевых гор. Обнаруженное своеобразие растительности гипербазитовых массивов позволяет отнести их к особой интерзональной (Виноградов, 1949) биогеохимической провинции, выявить растительные индикаторы оливиновых горных пород и поставить вопрос о причинах этого своеобразия.

Растительность горы Рай-Из

Гора Рай-Из составляет восточную часть гипербазитового Собского горного массива (Алешков, 1929). Последний представляет собой обширный трапецоидальный брус, резко выступающий над окружающей местностью. Он издали выделяется среди соседних сланцевых гор своим красновато-бурым мрачным тоном, обусловленным обогащением коры выветривания оливиновых пород бурым железняком. Обширная платообразная вершина горы поднимается до высоты 900—1000 м над ур. м. с наивысшей точкой около 1100 м. Ее поверхность покрыта каменистыми россыпями. Характерно повсеместное преобладание крупнообломочного материала и очень слабое накопление мелкозема. Кроме россыпей, в микрорельефе плато и отлогих южных склонов горы примерно до высоты 500 м над ур. м. выступают полигональные структуры, на плоскостях медальонные (пятнистые), по склонам полосчатые. Северный и восточный склоны горы очень крутые и скалистые, южный и западный — отлогие и фестончатые, расколотые ручьями северо-южного направления на несколько частей. У подножия горы в долинах рр. Соби и Медвежьей горные склоны оканчиваются длинными, голыми, крупнообломочными конусами выноса. Протяжение горы с северо-запада на юго-восток около 20 км, поперечник основания до 7 км. Границы исследованной территории определяются



Рис. 1. Россыпи на вершине горы Рай-Из.

с востока долиной р. Соби, с запада — логом р. Медвежьей, на юге — долиной р. Енга-Ю, на севере — массивом Нырдомен-Из.

Гора Рай-Из сложена перидотитами и дунитами (Алешков, 1929; Заварицкий, 1932) — бесполевошпатовыми оливиновыми горными породами, состоящими преимущественно из оливина. Последний представляет собой ортосиликат магния и железа ($MgFe_2SiO_4$). Дунит, кроме того, содержит примесь хромита или магнетита. Здесь также встречаются вкрапления серпентинитов, появляющихся в результате процесса гидратации гипербазитов.

В растительности гольцового пояса горы Рай-Из вычленяются 3 подпояса: 1) разреженной растительности, от вершины горы до высоты 800—900 м над ур. м. (верхний альпийский пояс Б. Н. Городкова, 1935); 2) арктических тундр, 800—500 м над ур. м. (нижний альпийский пояс Городкова); 3) гипоарктических тундр, между 500—300 м над ур. м. (субальпийский пояс Городкова); ниже появляются лиственничные редколесья подгольцового пояса.

Подпояс разреженной растительности. Он хорошо выражен на платообразной вершине горы, которая на 80—90% покрыта каменистыми россыпями (рис. 1). На поверхности бурых глыб перидотита и дунита поперечником 0.5—1 м редкие пятна накипных лишайников *Placodium elegans*, *Lecidea albocoerulescens*, *Pertuzaria*, *Rizocarpon* и других с примесью красных пятен водоросли *Trentepholia jolithus*. До 10—20% площади занимают полигональные структуры. Они состоят из

пятен пученья мелкозема (связанных с мерзлотными явлениями) и обрамляющих их каменистых колец. Суглинистые пятна пученья поперечником до 1—2 м обогащены мелкой щебенкой, которая, вымораживаясь, скапливается на поверхности пятна. Пятна мелкозема обычно на небольшой глубине подстилаются камнем, но нередки и мелкоземистые «столбы», сквозь которые щуп уходит на глубину 1—1.5 м. Весной, во время таянья снега, и летом, во время дождей, пятна набухают и плывут, при засухе они западают. В связи с таким динамизмом пятен они обычно не подвергаются задернению и несут лишь редкие экземпляры растений (рис. 2).

На полигональных структурах вершины горы распространены лишь открытые группировки растений из отдельных, далеко отстоящих друг от друга особей и куртинок некоторых арктических и арктоальпийских трав (до 15 видов) по 5—7 видов на 1 ар. Здесь обычны *Deschampsia brevifolia*, *Carex ansifolia* ssp. *arctisibirica*, *Silene acaulis*, *Cerastium regelii*, *Minuartia arctica*; более спорадично распространены *Poa alpigena*



Рис. 2. Полигональные структуры с редкими дерновинками *Deschampsia brevifolia* на горе Рай-Из.

f. *vivipara*, *Cochlearia arctica*, *Arabis septentrionalis*, *Oxyria digyna*, *Polygonum bistorta*, *Saxifraga hirculus*, *Myosotis asiatica*, *Eritrichium villosum*. Из споровых растений встречаются небольшими, мало сомкнутыми дернинками немногие виды мхов и лишайников арктоальпийского или плюризонального характера — *Rhacomitrium lanuginosum*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. hiascens*, *Cladonia sylvatica*, *Dactyline arctica* и др. Этого типа группировки растений можно обозначить как «редины» из *Deschampsia brevifolia* со значительным участием представителей сем. *Caryophyllaceae*.

Подпояс арктических тундр. Поверхность восточных и северных склонов горы Рай-Из, изобилующая скалами, крупноглыбовыми россыпями и осыпями, почти лишена растительности. По южному склону горы примерно на высоте 800—500 м над ур. м. в нанорельефе господствуют пятнистые и полосчатые структуры. В последних полосы суглинистого мелкозема тянутся вдоль склона на несколько метров, перемежаясь с каменистыми полосами. К краям таких полос приурочены полусомкнутые группировки растений. В растительных сообществах этого подпояса встречается около 50 видов цветковых растений, 20 видов лишайников, 10 видов мхов. Среди цветковых преобладают мелкие стелющиеся травы арктического и арктоальпийского характера, имеются 3 вида кустарничков (дриада и ивы). Среди лишайников половина видов имеет плюризональное распространение, прочие — арктоальпийское. На Рай-Изе и других гипербазитовых массивах Урала характерно развитие обширных куртин мха *Rhacomitrium lanugionosum*. Прочие виды мхов встречаются редко. Они почти не образуют сомкнутых покровов, за исключением нескольких плюризональных гигрофилов, приуроченных к редким па горе болотцам. Из цветковых растений в этом подпоясе почти на каждом аре встречаются *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. rupestris*, *C. melanocarpa*, *Rumex arifolius* v. *alpinus*, *Cerastium regelii*, *Silene acaulis*, *Saxifraga hirculus*, *S. spinulosa*, *Arabis septentrionalis*, *Myosotis asiatica*, *Polygonum bistorta*.

Господствующими растительными сообществами в подпоясе являются клядониево-алекториевые и ракомитриевые с каменной осочкой, а также многочисленные промежуточные звенья между ними. Они принадлежат к формациям Alectorieta ochroleucae, Rhacomitrieta lanuginosae. Подобные сообщества отнесены Б. Н. Городковым (1935) к ассоциации Grimmicladinetum rigidosum polariuralense.

Клядониево-алекториевые сообщества (Alectorietum cladinosum) приурочены к более сухим, каменистым, дренированным участкам горы. В них представлено до 20 видов лишайников; преобладают *Alectoria ochroleuca* и *Cladonia sylvatica*; участвуют *Cl. rangiferina*, *Cl. alpestris*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *C. nivalis*, *C. crispa*, *Thamnolia vermicularis*, *Sphaerophorus globosus*, *Dactyline arctica* и др. Обычны куртины мха *Rhacomitrium lanuginosum*, нередко полуприкрытые разрастающейся алекторией. Свойственные этой группировке 20 видов трав разбросаны отдельными редкими экземплярами и куртинами. На аре встречается 3—8 видов растений, среди которых обычны *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Polygonum bistorta*, *Minuartia arctica*; встре-

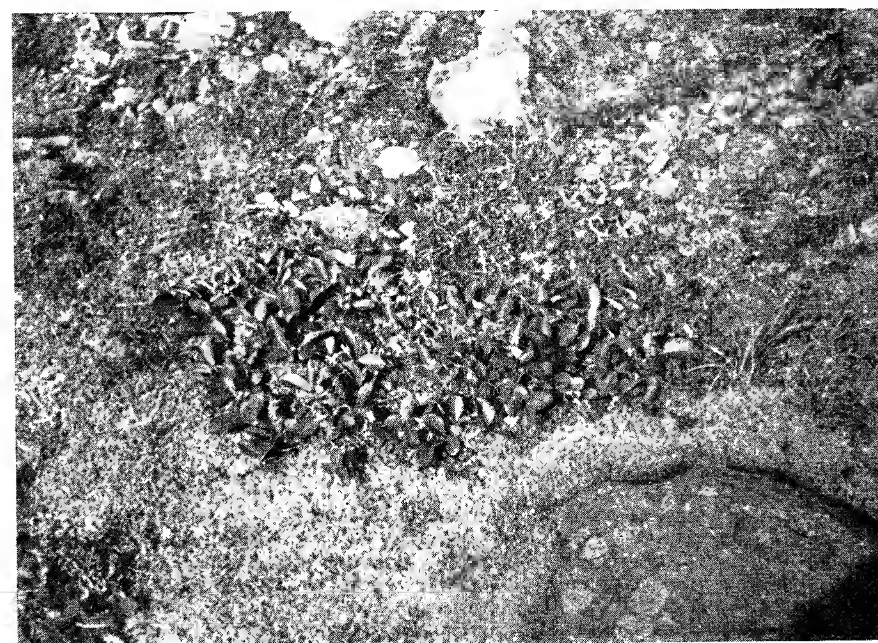


Рис. 3. *Salix arctica* среди лишайниковой тундры на горе Рай-Из.

чаются также *Carex rupestris*, *Deschampsia brevifolia*, *Poa alpigena*, *Silene acaulis*. Из кустарничков обычна *Salix arctica* (рис. 3). Менее распространена *Dryas octopetala*. В нижней части подпояса арктических тундр появляются редкие экземпляры гипоарктических кустарничков — ерника, голубики, багульника в стелющейся форме.

Ракомитриевые с каменной осочкой тундровые сообщества (Rhacomitrietum rupestricaricosum), по-видимому, приурочены к более укрытым зимою снегом каменистым участкам полигональных структур, что обеспечивает лучшее сохранение цветковых растений. Постоянным компонентом этих сообществ является *Rhacomitrium lanuginosum*. Присутствуют те же виды лишайников, что и в клядониево-алекториевых сообществах, однако в меньшем обилии. Алектория непостоянна. В сообществе встречается до 30 видов трав, по 6—11 видов на 1 ар. Кроме указанных для предыдущей группировки видов трав, здесь становятся константными (с разной степенью обилия) *Carex rupestris* и *C. melanocarpa*; распространены также *Myosotis asiatica*, *Arabis septentrionalis*, *Eritrichum villosum*, *Saxifraga spinulosa*; к пятнам плывуна приурочены *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*. Из кустарничков обычны *Salix arctica*, *Dryas octpetala*, иногда встречается *Andromeda polifolia*. В нижней части южного склона горы появляются *Arctous alpina* и стелющиеся формы гипоарктических кустарничков.

Сообщества гигрофитов и мезофитов играют незначительную роль в растительном покрове этого подпояса. На более плоских, менее дренированных участках южного склона горы отмечены травяно-цетрариевые сообщества с арктической ивой. В их более сомкнутом покрове значительное место занимают куртины *Cetraria islandica*, придающие темную окраску участкам этих тундр. Более сомкнутыми становятся куртины *Salix arctica*. Разрастаются травяные убиквисты и появляется ряд травяных гигромезофитов.

В условиях большего увлажнения распространены травяные ивнячки с гигрофильными мхами (Reptantisalicetum-drepanoclado-herbosum). Они приурочены к небольшим

впадинам с вымочинами от выпотевающих грунтовых вод с переменным режимом увлажнения. Здесь характерны темно-зеленые дернинки мхов *Campylium zemliae*, *C. stellatum*, *Drepanocladus intermedius*, *D. uncinatus*, перемежающиеся с пленками наземных водорослей, с куртинками *Cetraria islandica*, *C. hiascens*. Травы (до 25 видов в сообществе и по 6—14 видов на 1 аре) образуют мозаику благодаря чередованию группировок приземистых или стелющихся мезофитов и гигромезофитов — *Cerastium regelii*, *C. beeringianum*, *Minuartia stricta*, *Saxifraga hirculus*, *Cochlearia arctica*, *Arabis septentrionalis* — и луговин с травяным ярусом из *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Deschampsia brevifolia*, *Polygonum bistorta* с участием *Pedicularis sudetica*, *Lagotis minor*, *Pachypleurum alpinum* и др. Из гигрофитов встречается *Arctagrostis latifolia*. По земле стелются *Salix arctica* и гигрофильная *S. reptans*.

На склонах восточной экспозиции, близ снежников, на орошаемых приснежными ручейками участках мелкозема, появляются изредка нивальные лужайки и редкотравья (Nivaliprata). Площадь их колеблется в пределах нескольких аров. Мхи и лишайники в них почти отсутствуют. Травостой лужаек разреженный, из арктоальпийских и арктических (с участием плюризональных) мезофитов. Кроме встречающихся в массе убиквистов, — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Deschampsia brevifolia*, *Polygonum bistorta*, *Minuartia arctica*, здесь селятся обычные для нивальных луговин Урала виды — *Lagotis minor*, *Pachypleurum alpinum*, *Rumex arifolius*, *Pedicularis oederi*, *Senecio campestris* и редкий на Рай-Изе *Ranunculus glabriusculus*. Всего в луговом сообществе до 25 видов трав, по 7—11 видов на 1 аре.

К немногочисленным и небольшим (площадью в несколько аров) бессточным впадинам в подпоясе арктических тундр приурочены осоковые и пушицевые **болотца**.

Осочники Cariceta saxatilis (ассоциация Drepanocaricetum saxatilis polariuralense Б. Н. Городкова) состоят из негустого яруса *Carex saxatilis* высотой 20—30 см; среди него вкраплены некоторые гигрофилы, как например *Eriophorum vaginatum*, *Carex redowskiana*, *Arctagrostis latifolia*, *Cochlearia arctica*, *Pedicularis sudetica*. В сообществе до 12 видов трав, по 6—10 видов на 1 аре. Для осочника обычен рыхлый покров из гигрофильных плюризональных мхов — *Campylium stellatum*, *Drepanocladus intermedius*, *D. uncinatus* и арктического *Campylium zemliae*.

Доминантами пушицевых болотных сообществ являются гипоарктические пушицы — *Eriophorum vaginatum* и в более сырых местах *E. angustifolium*. Монодоминантные группировки узколистной пушицы Eriophoreta angustifolii обычно бедны спутниками. На земле встречаются куртинки мхов — *Campylium zemliae*, *Drepanocladus intermedius*. Группировки пушицы влагалищной Eriophoreta vaginati богаче компонентами. На 1 аре может встречаться до 7—8 видов трав, обычных для соседних тундр; в моховом покрове их — *Campylium zemliae*, *Drepanocladus revolvens*, *D. uncinatus*.

П о д п о я с г и п о а р к т и ч е с к и х т у н д р. Он занимает нижнюю часть горных склонов (с высоты 500 м) и конусы выноса. Во флоре и растительности подпояса характерно появление гипоарктических и бореальных элементов. Кроме того, в этом подпоясе более, нежели в других, заметно распространение тех специфических растений, которых можно назвать оливинофитами.

По отлогостям горных склонов встречаются пятнистые и полосчатые каменистые тундры со стелющимися формами гипоарктических кустарничков (*Betula nana*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*), с куртинами *Rhacomitrium lanuginosum*.

На каменистых склонах и конусах выноса распространены своеобразные «редины» из петрофитов. Среди них имеются криофильно-степные элементы, из которых 5 видов обитают в горных каменистых степях Южного Урала. В петрофитных «рединах» до 16 видов трав и полукустарничков и 5 видов кустарничков. Лишайники и мхи распространены слабо. Нередки лишь куртины *Rhacomitrium lanuginosum*. Растительный покров не сомкнут, доминанты отсутствуют. Константными являются *Carex rupestris*, *C. melanocarpa*, *Minuartia arctica*, *Cerastium arvense*, *Dianthus repens*, *Alyssum biovulatum*, *Armeria maritima*, *Saxifraga spinulosa*, *Thymus paucifolius*, *Polygonum bistorta*. Спорадически встречаются *Silene acaulis*, *S. paucifolia*, *Arabis septentrionalis*, *Koeleria asiatica*, *Festuca ovina*, *Carex fuscidula*, *Oxytropis sordida*, в единичных случаях отмечены *Lloydia serotina*, *Linum boreale*, *Carex krausei*. Из кустарничков спорадически встречаются *Salix arctica*, *Dryas octopetala* и стелющиеся формы ерника, голубики, багульника.

На каменистых шлейфах южного склона горы местами сохранились сухие обломки стоящих и лежащих стволов лиственницы длиною до 8 м, поперечником до 15 см. Отсутствие мелкоземистого плаща на этих участках и крайняя разреженность растительного покрова производят необычное впечатление. Сухие корни лиственниц, плотно обхватывающие каменистые глыбы, обнажены и как бы висят в воздухе, лишившись почвенного слоя. Возможно, что причиной такого явления был пожар, полностью уничтоживший лишайниково-кустарничковый покров и древесный ярус былых редколесий, что способствовало выносу мелкозема. Крупноглыбовые конусы выноса северного подножия горы также несут очень скудную растительность; это связано, однако, с тем, что они сложены крупнообломочным материалом, которым их снабжают висящие выше по горному склону живые осыпи. Местами в укрытых нишах между камней ютятся густые куртины папоротника *Asplenium viride*.

По ложбинам стока, перемежающим южные конусы выноса (вдоль р. Медвежьей), распространены ерниковые тундровые сообщества (Betuleta nanae). Они представлены густыми зарослями *Betula nana* высотой 20—40 см, с некоторым участием голубики, багульника, андромеды, иногда арктической ивы. Примесь трав незначительна. Кроме

постоянной *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, здесь встречаются *Polygonum bistorta*, *Carex redowskiana*, *Eriophorum vaginatum* и др. Мхи почти отсутствуют.

По логам ручьев, близ русел, местами встречаются кусты *Salix lanata*, *S. glauca*, а по береговым обрывам — *Betula nana*, *Juniperus sibirica*.

К влажным впадинам стока приурочены травяные болотца - - пушицевые и вейниковые. Травостой пушицевых болот состоят из *Eriophorum vaginatum* и *E. angustifolium*, как и на вершине горы. Вейниковые сообщества представлены густой зарослью *Calamagrostis neglecta* v. *borealis*. По краям мелких озерков у северного подножия горы обычны кочкарники из *Carex wiluica*.

В верховьях р. Медвежьей горный склон террасирован. На обогащенных мелкоземом участках получают развитие редкотравные нивальные луговины (Nivaliprata). По сравнению с высокогорными их травостой богаче видами, и среди него нередко появляются куртины гипоарктических кустарничков — андромеды, голубики и карликовой березки. Аспект лужаек обычно горцовый (*Polygonum bistorta*).

Тундровые сообщества гипоарктического подпояса хорошо выражены за пределами горы Рай-Из, на северо-западной окраине Собского массива, у подошвы горы Шлем, на размытых конусах выноса и остатках древних морен, сложенных глыбами дунита и перидотита. Выпуклости мезорельефа покрыты «рединами» из петрофитов с участием стелющихся форм гипоарктических кустарничков и куртин ракомитрия. Во впадинах рельефа широко распространены ерниковые сообщества, в отличие от тундр горы Рай-Из замшенные, с ковром *Hylocomium splendens*.

Изложенное показывает, что разнообразие растительных сообществ в гольцовом поясе горы Рай-Из невелико и видовой их состав отличается большим однообразием.

Список высших растений горы Рай-Из [1]

Asplenium viride Huds. — пп. гп. т. Нередко значительными куртинами между камней на северных конусах выноса; очень редко на скалах по южному склону горы. *Lycopodium appressum* (Desv.) V. Petrov — пп. ар. и гп. т. Редко на россыпях южного склона. *Larix sibirica* Ledeb. — пдг. п. Изредка у подножия южного и северного склонов горы. *Juniperus sibirica* Burgsd. — пдг. п. и пп. гп. т. Очень редко у подножия скал и по осыпям южного склона горы. *Alopecurus pratensis* L. v. *alpestris* Wahlenb. — пп. гп. т. Редко в луговинах на солифлюкционных террасках южного склона горы. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb. — пп. ар. и гп. т. Изредка по влажным местам южного склона горы. *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. v. *borealis* Trautv. — пп. гп. т. Нередко в сырых местах по шлейфам южного склона горы. *Deschampsia brevifolia* R. Br. — г. п. Повсеместно на полигональных структурах вершины горы и ее южного склона. *Koeleria asiatica* Domin — пп. ар. и гп. т. Изредка на конусах выноса и в полигональных тундрах. *Poa alpigena* (Fries) Lindm. f. *vivipara* Roshev.— пп. ар. т. Обычна на полигональных структурах. *Poa arctica* R. Br. — пп. ар. т. Редко в полигональных тундрах северного склона горы. *Festuca ovina* L. — г. п. Изредка на каменистых местах. *Festuca rubra* L. (*F. cryophila* Krecz. V. et Bobr.) — пп. гп. т. Редко в тундрах южного склона горы. *Eriophorum angustifolium* Roth — г. п., пдг. п. Изредка по сырым местам от вершины до подножия горы. *E. vaginatum* L. — там же, где предыдущий вид. *E. scheuchzeri* Hoppe — пг. п. Редко в лиственничном редколесье на северном склоне горы. *Carex redowskiana* C. A. Mey. — пп. гп. т. Изредка во влажных тундрах южного склона горы. *C. chordorrhiza* Ehrh. — пп. гп. т. У озерков по северному подножию горного склона. *C. wiluica* Meinsh. — там же. *C. caespitosa* L. — редко в лиственничных редколесьях у подножия северного склона горы. *C. ensifolia* Turcz. ssp. *arctisibirica* Jurtz. — г. п. повсеместно, часто. *C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. — пп. ар. и гп. т. Довольно часто на каменистых местах. *C. rupestris* Bell. ex All. — пп. ар. и гп. т. Часто на каменистых местах по южному и северному склонам горы. *C. ledebouriana* C. A. Mey. — пп. ар. и гп. т. Редко в полигональных и других тундрах. *C. fuscidula* V. Krecz. ex Egor. — пп. гп. т. Изредка на щебенистых местах в нижней части южного склона горы. *C. krausei* Boeck. — небольшая группа растений на каменистом южном склоне над руч. Медвежьим. *C. saxatilis* L. — пп. ар. т. Изредка во влажных западинах в верхней части южного склона горы. *Juncus biglumis* L. — г. п. Обычно на пятнах плывуна в пятнистых тундрах. *J. triglumis* L. — очень редко на пятнах в пятнистой тундре. *J. trifidus* L. — пп. гп. т. Редко на северных конусах выноса и на скалах у южного подножия горы. *Luzula nivalis* Laest. — пп. разр. р-ти. Нередко на вершине горы. *Allium schoenoprasum* L. — пп. гп. т. Редко на солифлюкционных террасках и у ручьев по южным шлейфам горы. *Lloydia serotina* (L.) Reichb. — г. п. Редко на скалистых местах вершины горы и у подножия южного склона. *Salix arctica* Pall. — пп. ар. и гп. т. Повсеместно в разных тундрах. *S. reptans* Rupr. пп. ар. т. Изредка на влажных местах горной вершины и в верхней части южного склона горы. *S. glauca* L. — пп. гп. т. Очень редко у ручьев по южным шлейфам горы. *S. lanata* L. — редко, там же. *Betula nana* L. — пп. гп. т. В тундрах нижней части горных склонов разной экспозиции. *Rumex arifolius* All. v. *alpinus* Pohle — г. п. Нередко в полигональных тундрах горной вершины и в горных луговинах. *Oxyria digyna* (L.) Hill — г. п. Часто

[1] Принятые сокращения: пп. — подпояс; гп. — гипоарктических; ар. — арктических; т. — тундр; разр. р-ти — разреженной растительности; г. п. — гольцовый пояс; пдг. п. — подгольцовый пояс.

в нивальных тундрах и на северных конусах выноса. *Polygonum bistorta* L. — г. п.,
пдг. п. Повсеместно в разных тундрах. *Stellaria peduncularis* Bge. — г. п. Редко в раз-
ных тундрах. *Stellaria edwardsii* R. Br. — пп. ар. т. Редко в полигональных тундрах
вершины горы. *Cerastium beeringianum* Cham. et Schlecht. — пп. гп. т. Часто на се-
верных конусах выноса. *C. regelii* Ostenf. — пп. разр. р-ти и ар. т. Часто в полигональ-
ных тундрах горной вершины. *C. arvense* L. — пп. гп. т. Изредка на щебнистых местах
на южных и северных конусах выноса. *Minuartia rubella* (Wahl.) Graebn. — г. п. Из-
редка на вершине горы и на северных конусах выноса. *M. stricta* (Sw.) Hiern. — пп.
ар. и гп. т. Редко во влажных местах. *M. arctica* (Stev.) Aschers. et Graebn. — г. п.
Часто в разных тундрах. *M. biflora* (L.) Schinz et Thell. — г. п. Редко на вершине горы
и на северных конусах выноса. *Silene paucifolia* Ledeb. Редко в каменистых тундрах
южного склона горы и на северных конусах выноса. *S. acaulis* L. — г. п. Наиболее
часто на вершине горы. *Dianthus repens* Willd. — пп. гп. т. Нередко на щебнистых ме-
стах по южному склону горы и на северных конусах выноса. *Atragene sibirica* L. —
пп. гп. т. Очень редко на каменистых местах по южному склону горы. *Ranunculus gla-
briusculus* Rupr. — пп. ар. т. Редко в нивальных луговинах. *Thalictrum alpinum* L. —
пп. ар. т. Нередко в тундрах южного склона горы. *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh.
ssp. *jugoricum* Tolm. — редко на северных конусах выноса. *Arabis septentrionalis*
N. Busch — г. п. Часто в разных тундрах вершины и южного склона горы. *Alyssum
biovulatum* N. Busch — пп. гп. т. Изредка на северных и южных конусах выноса.
Cochlearia arctica Schlecht. — пп. разр. р-ти и ар. т. Нередко во влажных местах гор-
ной вершины, иногда на северных конусах выноса. *Saxifraga nivalis* L. — пп. ар. т.
Нечасто на скалах вершины и северного склона горы. *S. tenuis* (Wahl.) H. Smith —
Распространена подобно предыдущему виду. *S. hieracifolia* Waldst. et Kit. — пп. ар.
и гп. т. Нечасто. *S. hirculus* L. — пп. ар. и гп. т. Часто во влажных тундрах вершины
и северного склона горы. *S. oppositifolia* L. — пп. ар. т. Редко на скалах северного
склона. *S. spinulosa* Adam — пп. гп. т. Обычна на каменистых местах по южному
склону горы и на северных конусах выноса. *Parnassia palustris* L. — пп. гп. т. и пдг.
п. Редко на конусах выноса. *Ribes acidum* Turcz. — несколько мелких, в вегетатив-
ном состоянии кустов найдены близ здания метеостанции, на вершине горы; возможно,
пересаженные. *Dryas octopetala* L. — пп. ар. и гп. т. Нередко в тундрах вершины юж-
ного склона горы и северных конусов выноса. *Sanguisorba polygama* Nyl. — пп. гп. т.
Нечасто в луговинах по южному склону горы и близ ручьев у подножия склонов. *Po-
tentilla nivea* L. — пп. ар. т. Редко на скалах северного склона. *Oxytropis sordida*
(Willd.) Pers. — пп. ар. и гп. т. Редко на каменистых местах. *Linum boreale* Juz. —
пп. ар. и гп. т. Редко среди россыпей и на конусах выноса северного и южного склонов
горы. *Empetrum nigrum* L. — пп. гп. т. Редко в нижней части южного склона
горы. *Epilobium arcticum* Sam. — единично на россыпях дунитов на вершине
горы. *Pachypleurum alpinum* Ledeb. — г. п. Обычно в нивальных лужайках и нередко
в тундрах южного склона горы. *Ledum decumbens* (Ait.) Small. — пп. гп. т. Нередко
в тундрах нижней части южного склона горы и реже на северных конусах выноса.
Andromeda polifolia L. — пп. гп. т. Нередко в разных тундрах. *Arctous alpina* (L.)
Nied. — пп. гп. т. Редко по южному склону горы. *Vaccinium uliginosum* L. — пп. гп.
т. Часто в тундрах по нижней части южного склона горы, реже на северных конусах
выноса. *Armeria maritima* (Mill.) Willd. ssp. *labradorica* (Wallr.) Hult. — пп. ар. и гп. т.
Редко на каменистых местах. *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg. — пп. ар. т.
Нередко в полигональных тундрах вершины горы и реже на северных конусах вы-
носа. *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bge. — пп. ар. т. Часто в полигональных
тундрах вершины горы и на северных конусах выноса. *E. villosum* var. *tenui-
gracile* M. Pop. — там же. *Thymus paucifolius* Klok. — пп. ар. т. и гп. т.
Редко на каменистых местах. *Lagotis minor* (Willd.) Standl. — пп. ар. и гп. т. В ниваль-
ных лужайках, а также изредка в тундрах на влажных местах. *Pedicularis sudetica*
Willd. — пп. ар. и гп. т. Довольно часто во влажных местах на вершине и по склонам
горы. *P. oederi* Vahl — пп. ар. и гп. т. Изредка в тундрах вершины и южного склона
горы. *Castilleja arctica* Kryl. et Serg. — изредка на террасированных участках южного
склона горы в верховьях руч. Медвежьего. *Campanula rotundifolia* L. — очень редко
на каменистых местах по южному склону горы. *Artemisia borealis* Pall. — очень редко
среди россыпей северного и южного склонов горы. *A. norvegica* Fries — однажды в кля-
дониево-алекториевой тундре. *Senecio campestris* s. l. — пп. ар. и гп. т. Нередко по юж-
ному склону горы. *Saussurea alpina* (L.) DC. — редко по южному склону горы.

Список флоры высших растений горы Рай-Из насчитывает 93 вида.
Кроме того, Б. Н. Городковым (1935) на Рай-Изе отмечено 9 не встречен-
ных нами видов: *Woodsia glabella* R. Br., *Luzula confusa* Lindb., *Salix
reticulata* L., *Parrya nudicaulis* (L.) Rgl., *Draba micropetala* Hook., *D. lac-
tea* Adam, *D. hirta* L. (по определению А. И. Толмачева, это гибрид *D. ci-
nerea* Adam × *D. hirta* L.), *Artemisia tilesii* Ledeb., *Crepis chrysantha*
(Ledeb.) Turcz. Кроме того, на других гипербазитовых горных массивах.
находящихся в верховьях рр. Соби, Войкара и Сыни на полярном Урале,
Городковым (1935) отмечены следующие 4 вида: *Salix pulchra* Cham.,
Draba flandnizensis Wulf, *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey.,
Senecio resedifolius Less.

Таким образом, флора обследованных гипербазитовых массивов Полярного Урала насчитывает немногим более 100 видов высших растений.

По географическому характеру флора горы Рай-Из представлена на 70% растениями широкого циркумполярного или евразиатского ареала. До 20% видов связаны с горами или арктикой Азии. Семь видов западных — европейских или американско-европейских.

По принадлежности видов к зональному ландшафту до 40% составляют арктоальпийские, около 30% — арктические, до 20% — бореальные и гипоарктические. Некоторые криофильностепные петрофиты горы Рай-Из встречаются в каменистых горных степях Южного Урала (горы Крака, Кыркты и др.), как например *Alyssum biovulatum*, *Cerastium arvense*. *Saxifraga spinulosa*, *Thymus paucifolius*. Эндемичный для Урала гольцовый лен *Linum boreale* родствен степному *L. austriacum*. Эти растения, ведущие частично образ жизни эрозиофилов (на обнажениях и береговых обрывах, галечных и песчаных бечевниках), могли в голоцене прийти с юга вдоль больших рек (Обь), но скорее это пережитки до- или межледниковой флоры. Реликтами являются *Carex krausei*, отделенная на Урале тысячами километров от западной границы своего дальневосточного ареала, а также *Asplenium viride* и *Armeria maritima*.

Во флоре сланцевых гор по сравнению с горой Рай-Из богаче представлены бореальный и гипоарктический элементы в связи с более обширной площадью подпояса гипоарктических тундр и подгольцовых редколесий.

По экологическому характеру на Рай-Изе преобладает флора петрофитов, ксеромезофитов, алкалинофитов.

Список мхов и лишайников горы Рай-Из

Aulacomnium turgidum (Wahlb.) Schwaegr. — очень редко. *Bryum argenteum* Hedw. — очень редко. *Campthothecium nitens* Schimp. — редко. *Campylium stellatum* (Hedw.) J. Lange et C. Lens. — обычен в травяных болотах. *C. zemliae* C. Jens. — встречается в травяных болотах. *Dicranum congestum* Brid.— по Городкову, единично. *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Mönkem. — по Городкову, единично. *D. intermedius* (Lindb.) Warnst. — обычен в травяных болотах. *D. revolvens* (Turn.) Warnst. — обычен в болотистых тундрах. *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst. — обычен в болотистых тундрах. *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. Sch. et Gmb. — в гипоарктических тундрах. *Orthotrichum killiasii* C. Mull. — по Городкову, единично. *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe — по Городкову, редко. *Rhacomitrium lanuginosum*(Hedw.) Brid. — часто в тундрах на каменистых местах. *Temnoma setiforme* (Ehrh.) Howe — по Городкову, редко.

Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Mass. — часто в лишайниковой тундре, в подпоясе арктических тундр. *A. divergens* Nyl. — изредка в лишайниковой тундре. *Caloplaca elegans* (Link) Th. Fr. — на глыбах россыпей. *Cetraria chrysantha* Tuck. — изредка на каменистых местах. *C. crispa* (Ach.) Nyl. — часто в лишайниковой тундре. *C. cucullata* (Bell.) Ach. — часто в лишайниковой тундре. *C. hiascens* (L.) Th. Er. — обычно в каменистом высокогорье. *C. islandica* (L.) Ach. — обычно в лишайниковой тундре. *C. nivalis* (L.) Ach. — часто в лишайниковой тундре. *C. tilesii* Ach. — редко на скалах. *Cladonia alpestris* (L.) Rabh. — часто в лишайниковой тундре. *C. alpicola* Vain. по Городкову, единично. *C. amaurocraea* Schaer. — нередко в лишайниковой тундре. *C. coccifera* (L.) Fr. — изредка в лишайниковой тундре. *C. gracilis* (L.) Willd. — обычно в лишайниковой тундре. *C. rangiferina* (L.) Web. — часто в лишайниковой тундре. *C. sylvatica* (L.) Hoffm. — преобладает в лишайниковой тундре. *C. uncialis* (L.) Web. — часто в лишайниковой тундре. *Dactyline arctica* (Hook.) Nyl. — нередко в лишайниковой тундре. *Lecidea albocoerulescens* (Wulf) Ach. — на глыбах россыпей. *Ochrolechia tartarea* (L.) Mass. — редко в каменистой тундре. *Sphaerophorum globosus* (Huds.) Vain. — изредка в каменистой тундре. *Stereocaulon paschale* (L.) Fr. — по Городкову. редко. *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. — нередко в каменистой тундре.

Список мхов беден. Из 15 имеющихся видов широко распространен лишь петрофит-ксерофит *Rhacomitrium lanuginosum*. До 5 видов гигрофильных мхов входит в состав моховых ковров на травяных болотах. Мезофильные мхи на Рай-Изе почти не образуют сомкнутых покровов. Печеночные мхи редки или отсутствуют.

Из лишайников наиболее распространены на Рай-Изе *Alectoria ochroleuca*, ряд кустистых кладоний и цетрарий. Крайней бедностью отличается список литофильных лишайников.

Сравнение растительности и флоры гор Рай-Из и Сланцевой

На рис. 4 даны профили гор Рай-Из и находящейся в 5 км к северо-востоку от нее Сланцевой горы. На профилях показано расположение подпоясов растительности на той и другой горе. В табл. 1 перечислены основные элементы растительного покрова по тем же профилям.

Сопоставление горных профилей на рис. 4 показывает, что, несмотря на меньшую высоту Сланцевой горы, ее профиль сложнее. В нем имеется несколько ступеней (до 4—5) нагорных террас. Плато нижних террас и перевалы между верхними террасами обогащены мелкоземом; уступы террас покрыты мелкоглыбовыми осыпями и россыпями зеленых сланцев. Террасированность северного склона обусловливает накопление снега и задерживает таянье снежных пятен. От сплывания мелкозема по северному склону образуются многочисленные мелкие солифлюкционные терраски.

Таким образом, Сланцевая гора богаче экологическими стациями, чем гора Рай-Из; с этим отчасти связано и большее разнообразие ее

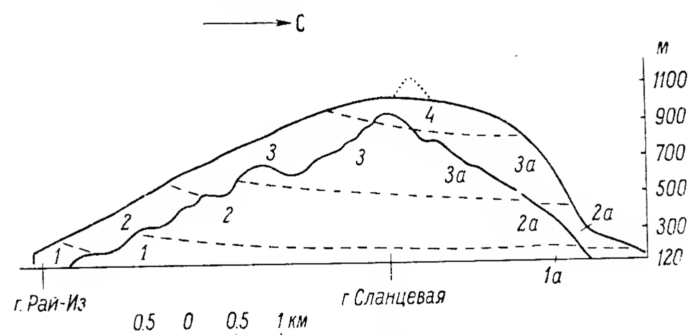


Рис. 4. Профили гор Рай-Из и Сланцевой с высотными подпоясами растительности (*1—4*).

растительных группировок. Соотношение площадей разных поясов и подпоясов здесь иное, чем на Рай-Изе.

На Сланцевой горе хорошо выражен подгольцовый пояс редколесий и кустарников, слабо развитый на Рай-Изе. Южные шлейфы Сланцевой горы до высоты 200—250 м над ур. м. покрыты редколесьями и лесками из сибирской лиственницы. По склонам до высоты 300 м ютятся лиственничные и березовые редины, а по кручам лепятся густые заросли ольхи *Alnaster fruticosus*.

В гольцовом поясе обширные площади занимает растительность подпояса гипоарктических тундр. На лбах южных склонов до высоты 400—500 м характерны щебнисто-пятнистые водянично-ерниковые тундры, пятнистые дриадовые тундры со стелющимися гипоарктическими кустарничками, клядониевые ковры на более щебнистых местах, моховые ерниковые тундры на более плоских и влажных участках горы. Тундрам свойственны сплошные моховые ковры из смеси плюризональных и арктоальпийских мхов, среди которых обычны *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium turgidum*, виды *Dicranum*, разнообразные печеночники. Вдоль ручьев характерны обширные полосы ивняков из *Salix glauca*, *S. lanata*; в бессточных впадинах нередки осоковые и пушицевые болота.

В подпоясе арктических тундр обычны щебнисто-пятнистые дриадовые с *Salix nummularia* тундры, обогащенные арктоальпийскими компонентами. На суглинистых плащах, покрывающих плоские поверхности нагорных террас, развиваются моховые тундры с мезофильными арктоальпийскими травами — *Carex misandra*, *C. ledebouriana*, *C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Hierochloe alpina*, *Luzula confusa*, *Lloydia serotina*, *Polygonum viviparum*, *Pedicularis amoena*, *P. oederi* и др. Для северных склонов горы весьма характерны отсутствующие на Рай-Изе нивальные кустарничковые тундры — гарриманеллиевые с *Harrimanella hypnoides*, полярноивнячковые с *Salix polaris* и богатые видами травяные нивальные лужайки с *Geranium albiflorum*, *Viola biflora*, *Lagotis minor*, *Pedicularis sudetica*, *Gnaphalium supinum*, *Ranunculus borealis*, *Veratrum misae*, *Carex tripartita*, *Alopecurus pratensis* v. *alpestris* и др. Каменистые осыпи и россыпи из сланцев и кварцитов, покрывающие горные склоны, богаты лишайниками. На поверхности глыб обычны гирофоры — *Gyrophora hyperborea*, *G. pro-*

ТАБЛИЦА 1

Растительность на горах Рай-Из и Сланцевой

Пояс	Подпояс	Номер подпояса[1]	Склон	Растительность: Рай-Из	Растительность: Сланцевая
Подгольцовый.	Редколесий.	1	Ю	Редкие лиственницы среди каменистых шлейфов.	Редколесья и лески лиственницы; ольшатники; ивняки и ерники.
		1а	С		Куртины лиственницы и ольхи.
Гольцовый.	Гипоарктических тундр.	2	Ю	Щебнистые тундры со стелющимися гипоарктическими кустарничками; ерниковые тундры; каменистые склоны с рединами петрофитов; редкотравные лужайки с участием гипоарктических кустарничков; пушицевые болотца.	Пятнистые водянично-ерниковые тундры со стелющимися гипоарктическими кустарничками; моховые ерниковые тундры; дриадовые с гипоарктическими кустарничками тундры; каменистые клядониевые тундры; ерники; ивняки из серой и шерстистой ив; осоковые и пушицевые болотца.
		2а	С	Редины с петрофитами и куртины, *Rhacomitrium lanuginosum* на каменистых конусах выноса; скалы и крупноглыбовые осыпи без растительности.	Ерниково-моховые тундры; солифлюкционные терраски с луговинами и высокотравьем.
	Арктических тундр.	3	Ю	Клядониево-алекториевые и ракомитриевые тундры на полигональных структурах нанорельефа; травяно-цетрариевые с арктической ивой тундры; травяные ивнячки из *Salix reptans* с гигрофильными мхами; нивальные редкотравья; осоковые и пушицевые болотца.	Щебнисто-пятнистые дриадовые тундры с *Salix nummularia*; ивнячково-моховые тундры с *Salix reticulata* и *S. arctica* алекториевые тундры на россыпях; богатые видами нивальные лужайки близ снежных пятен.
		3а	С	Скалы и каменистые осыпи почти без растительности.	Нивальное редкотравье близ снежных пятен; гарриманеллиевые и полярно ивнячковые тундры; россыпи и скалы с литофильными лишайниками.
	Разреженной растительности.	4	—	Каменистые россыпи и полигональные структуры с рединами из арктических и арктоальпийских трав и лишайников.	Куртины лишайников, мхов и травяных редин среди каменистых россыпей, богатых литофильными лишайниками.

[1] Номера подпоясов те же, что и на рис. 4.

boscidea, G. erosa, G. vellea, G. arctica, умбиликарии — *Umbilicaria pennsylvanica, U. pustulata*, пармелии — *Parmelia centrifuga, P. sulcata, Hypogymnia physodes* и многие накипные виды. Мелкощебнистые склоны и горные плато покрыты кладониями, цетрариями, а в высокогорье — алекторией. Велико также разнообразие встречающихся в тундрах этого подпояса мхов. Но ракомитрий, столь обычный для горы Рай-Из, здесь распространен более умеренно. П о д п о я с р а з р е ж е н н о й р а с т и т е л ь н о с т и занимает значительно меньшую площадь, чем на Рай-Изе. В нем преобладают каменистые россыпи, богатые накипными и листоватыми лишайниками.

Основные отличия в растительном покрове двух сравниваемых гор сводятся к следующему. На Рай-Изе: относительное однообразие растительных сообществ (преобладание лишайниковых и ракомитриевых тундр), небогатый видовой состав компонентов сообществ, разреженность растительного покрова, малое видовое разнообразие кустарничков и кустарников, слабое развитие моховых покровов; на Сланцевой горе: большее разнообразие растительных сообществ, преобладание мохово-кустарничковых тундр, большое разнообразие и хорошее развитие мхов, кустарничков и кустарников, довольно богатый состав компонентов в сообществах, более заметная сомкнутость растительного покрова.

Не менее значительны отличия и во флоре сравниваемых гор. На горе Рай-Из, по нашим данным, имеется 91 вид растений, принадлежащих к 60 родам и 30 семействам. На горе Сланцевой 216 видов из 122 родов и 44 семейств, т. е. флора ее вдвое богаче, чем на Рай-Изе. При сравнении с флорой группы ближайших сланцевых гор (3 массива) Полярного Урала, где насчитывается 301 вид высших растений, принадлежащих к 145 родам и 46 семействам, разница выступает еще значительнее.

Семейства по богатству их видами на Рай-Изе располагаются в следующий ряд: *Cyperaceae* — 14, *Caryophyllaceae* — 12; *Gramineae* — 9; *Saxifragaceae* — 8; *Juncaceae, Salicaceae, Scrophulariaceae, Compositae* — по 4 вида; *Ranunculaceae, Cruciferae, Rosaceae, Ericaceae* — по 3 вида; прочие семейства представлены 1—2 видами.

На Сланцевой горе (и в группе из трех сложенных сланцами гор) порядок расположения семейств по числу видов меняется, хотя на первом месте по-прежнему остается сем. *Cyperaceae* — 21 вид (32).[1] На втором месте оказываются *Gramineae* — 19 (25), затем *Rosaceae* — 17 (19), далее следуют *Compositae* — 15 (27), *Saxifragaceae* — 13 (15), *Cruciferae* — 13 (16), *Caryophyllaceae* — 12 (20), *Scrophulariaceae* — 10 (12), *Ranunculaceae* — 9 (15), *Salicaceae* — 9 (13), *Juncaceae* — 8 (13). Прочие семейства содержат от 6 до 1 вида растений.

По постоянству и степени участия в растительном покрове представители разных семейств обнаруживают различия. На горе Рай-Из обращает на себя внимание повсеместное распространение крупных подушек и латок *Silene acaulis, Minuartia arctica*, дерновин *Deschampsia brevifolia*, занимающих на сланцах скромное место преимущественно в подпоясе разреженной растительности. 3 вида из сем. Крестоцветных, слабо распространенные на Рай-Изе (*Arabis septentrionalis, Cochlearia arctica, Alyssum biovulatum*), являются важными индикаторами оливиновых пород. На сланцах они отсутствуют. Из злаков на сланцах обычна *Hierochloe alpina*, на Рай-Изе отсутствующая. На сланцах в массе растут различные ивы, из которых на Рай-Изе изобилует лишь *Salix arctica*. Кустарнички *Dryas, Arctous, Empetrum*, характерные для растительности сланцевых гор, умеренно рассеяны на Рай-Изе.

Во флоре высших растений горы Рай-Из содержится лишь около 50% видов флоры Сланцевой горы. К числу общих видов относятся убиквисты и редкие на Рай-Изе растения. Убиквисты (в массе или помалу, но постоянно встречающиеся виды) — *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica, Eriophorum angustifolium, E. vaginatum, Juncus biglumis, Polygonum bistorta*; в подпоясе гипоарктических тундр — *Betula nana, Vaccinium uliginosum*; из споровых растений ряд лишайников — кустистые кладонии, цетрарии, алектории, некоторые гигрофильные мхи. Для этих видов разница в экологической (в широком смысле слова) обстановке данных горных массивов, очевидно, не имеет значения. Это индифферентные виды Рунэ (Rune, 1953).

Общие для обеих гор, но мало распространенные на Рай-Изе виды — *Eriophorum scheuchzeri, Carex fuscidula, C. ledebouriana, Lloydia serotina, Salix glauca, S. lanata, Stellaria peduncularis, Silene paucifolia, Atragene sibirica, Oxytropis sordida, Campanula rotundifolia* и другие, а также случайно занесенные виды (*Ribes acidum*). Причина их слабого распространения, возможно, кроется в недостатке соответствующих экологических ниш.

Особый интерес представляет группа характерных для горы Рай-Из видов, избегающих сланцевых гор: *Arabis septentrionalis, Cochlearia arctica, Alyssum biovulatum, Dianthus repens, Cerastium arvense, Armeria maritima, Linum boreale, Koeleria asiatica, Asplenium viride*. Некоторые из них ведут образ жизни эрозиофилов, встречаясь на неустойчивых субстратах — галечных и песчаных бечевниках горных речек, на приморских песках, береговых обрывах, обнажениях известняков. Чаще, чем на сланцах, встречаются на горе Рай-Из *Carex saxatilis, Minuartia rubella, Eritrichium villosum* v. *tenuigracile*. По аналогии с серпентинофитами Рунэ (Rune, 1953) всех их можно назвать оливинофитами. К числу факультативных оливинофитов следует отнести ряд видов, более частых и процветающих на горе Рай-Из по сравнению со Сланцевой горой, например *Minuartia arctica, Silene acaulis, Salix arctica, Deschampsia brevifolia, Rumex arifolius* v. *alpinus*, а также мох *Rhacomitrium lanuginosum*.

Важно также отметить группу видов, постоянных и обычных в растительном покрове сланцевых гор, но отсутствующих на горе Рай-Из. Это *Hierochloe alpina, Calamagrostis lapponica, Luzula confusa, L. frigida, Alnaster fruticosus, Polygonum viviparum, Salix nummularia* и др. Эти растения служат как бы негативными показателями для оливиновых пород (оливинофобы).

Многие из перечисленных выше оливинофитов являются обычными и для таких гипербазитовых массивов Урала, как Сыум-Кеу, Шлем, Няровет-Кеу, а на юге — Конжаковский Камень. Особенно бедна и отселектирована флора на выходах дунитов; пироксениты же, наоборот, способствуют ее обогащению.

Заключение

Обнаруженные резкие различия во флоре и растительности горных массивов, сложенных гипербазитами и кристаллическими сланцами, требуют объяснения причин этих явлений.

Обращает на себя внимание разница в характере местообитаний на этих горах, обусловленная различием климатических, физических и химических факторов. Горы находятся в одном климатическом районе. Но разница в геоморфологии и абсолютной высоте гор способствует преобладанию на Рай-Изе площадей с более холодным климатом (подпоясы арктических тундр и разреженной растительности). В то же время на Сланцевой горе преобладает низкогорье с более теплым климатом (подпояс гипоарктических тундр и подгольцовый пояс).

Некоторое представление о климате вершины горы Рай-Из по сравнению с климатом ближайших к ней низин (р. Собь в истоках; р. Обь у г. Салехарда) можно получить из табл. 2.

Массив горы Рай-Из, состоящий из трудно выветриваемых оливиновых пород, покрыт с поверхности крупнообломочным материалом со скалистыми выходами коренной породы. Красно-бурая кора выветривания перидотитов и дунитов, обогащенная окислами железа, дает мало мелкозема. Незначительность толщи суглинистого плаща и его подвижность являются одной из причин отбора растений на гипербазитах и слабой сомкнутости образуемого ими покрова.

[1] Цифры в скобках относятся к группе гор.

ТАБЛИЦА 2

Метеорологические данные для горы Рай-Из и окрестных равнин за 1961 г.[1]

Метеостанции	Температура воздуха (°С)			Мороз		Число дней		Осадки			
	средняя за год	абсолютные									
		максимум	минимум	последний	первый	без оттепели	с морозом	годовая сумма (мм)	число дней со снежным покровом	последний снег	первый снег
Рай-Из	—7.0	+21.0	—31.8	23 VI	1 IX	255	277	815.0	280	13 VI	1 IX
Собь (Полярный Урал)	—4.5	+27.5	—38.5	18 VI	25 VII	200	272	—	263	17 VI	7 IX
Салехард	—5.0	+28.9	—40.9	13 VI	15 VIII	196	261	356.7	231	8 VI	20 IX

Сланцевые горы с их более расплывчатым профилем и легче выветриваемыми горными породами, кроме крупно- и мелкообломочного материала, всюду накапливают значительные толщи легкосуглинистого мелкозема. Это способствует образованию благоприятных для расселения растительности местообитаний и разнообразию экологических ниш.

Однако ни физические, ни микроклиматические причины не могут объяснить отсутствия на оливиновых породах ряда растений, обычных, массовых для сланцевых гор, и приуроченности к этим породам группы оливинофитов.

Большую роль, по-видимому, играет разница в химическом составе горных пород исследованных гор.

По данным А. Н. Алешкова (1929) и А. Н. Заварицкого (1932), изучавших Собский массив, в который входит гора Рай-Из, его оливиновые породы состоят на 41—49% из MgO, на 34—42% из SiO_2, на 7—10% из окисного и закисного железа. Участие элементов, особо важных для минерального питания растений (K, P, Ca), здесь незначительно.

Зеленые кристаллические, метаморфические сланцы Урала, образцы которых собраны с гор Яр-Кеу и Нядомбой-Из, представлены следующими разностями: биотитовый сланец, биотито-хлоритовый, биотито-амфиболитовый, кварцево-мусковито-хлоритовый, кварцево-серицитовый и кварцево-актинолитовый.[2] Они состоят примерно на 50% из SiO_2, из полевого шпата, содержащего 14—17% глинозема — Al_2O_3 и заметное количество CaO (до 9—10%); из закисного и окисного железа (до 10% и более). Количество MgO здесь не превышает 6—8%; имеются элементы минерального питания растений — K и P.

Таким образом, обследованные горные массивы по своим физическим и химическим особенностям представляют собой, по мнению С. В. Викторова (1955), 2 «поля породы», которым должны соответствовать и свои ряды растительных сообществ.

В зарубежной литературе накопился обширный материал об особенностях так называемой серпентинной флоры. Серпентиниты являются производными гипербазитов, возникающими в процессе гидратации последних, и имеют много общего с ними в химизме. Многие авторы обращают внимание на бесплодие серпентинитовых почв, бедность флоры и разреженность их растительности. Указывают также на явления серпентиноморфоза (образование экологических и морфологических неоэндемичных рас), на образование уродств, связанных с токсическим действием ряда химических элементов, встречающихся в серпентинитовых почвах, как например Cr, Ni и др.

[1] Метеорологический ежемесячник, вып. 17, № 13, ч. 2, Свердловск, 1963.

[2] За консультацию по вопросам геологии и за определение горных пород приношу большую благодарность геологу Научно-исследовательского института геологии Арктики А. И. Игошину.

Серпентиноморфоз, по данным Пичи-Сермолли (Pichi-Sermolli, 1936, 1948), выражается в узколистности, оголенности растений (glabrescence), плагиотропности, нанизме, сизоватости (glaucescence), ксероморфизме, разрастании корневых систем и появлении анатомических приспособлений к свету, к сухому микроклимату, низкому содержанию питательных веществ.

На гипербазитах Полярного Урала явления серпентиноморфоза не имеют четкой выраженности и требуют специального изучения. Некоторые виды растений представлены здесь особыми вариациями, однако не связанными исключительно с гипербазитами, а скорее зависящими от нарастания жестких условий существования при подъеме в высокогорье или в направлении к Крайнему Северу. Таковы, например, на Рай-Изе *Rumex arifolius* v. *alpinus*, *Eritrichium villosum* v. *tenuigracile*, *Calamagrostis neglecta* v. *borealis*, ксерморфные экотипы *Cerastium arvense* и др.

Григгс (Griggs, 1940) считал главным условием переживания растений на серпентинитах слабое проявление конкуренции, вследствие чего серпентиниты благоприятны для расселения альпийских, термофильных растений и эрозиофилов. Крукеберг (Kruckeberg, 1951) и Волкер (Walker, 1954) обратили внимание на толерантность (выносливость) серпентинофитов.

Рунэ (Rune, 1953) делит все растения серпентинитов Северной Швеции на 3 группы: 1) характерные серпентинофиты (serpentinicolous), 2) индифферентные, 3) случайные растения. К числу первых он относит виды, чаще и обильнее встречающиеся на серпентинитах по сравнению с другими горными породами. На Урале общими с серпентинофитами Северной Швеции являются *Asplenium viride*, *Rumex arifolius*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Campylium stellatum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Trentepholia jolithus*.

Россыпи серпентинитов, специально исследованные нами в 5 участках, на 3 горных массивах Полярного Урала (горы Шлем, Степ-Рузь, Лонгот-Юган Тай-Кеу), очень слабо заселены редкими отдельными экземплярами растений. Из 33 встреченных там видов обязательными для всех участков оказались *Arabis septentrionalis*, *Silene acaulis*, *Minuartia arctica*, *Armeria maritima*, *Deschampsia brevifolia*, *Salix arctica*; менее постоянными были *Cerastium regelii*, *Minuartia rubella*, *Dianthus repens*, *Cochlearia arctica*, *Rumex arifolius* v. *alpinus* и такие более индифферентные виды, как *Carex rupestris*, *C. melanocarpa*, *Polygonum bistorta* и др. Этот список соответствует списку оливинофитов горы Рай-Из, приведенному выше. Последний может иметь индикационное значение для оливиновых пород Полярного Урала. Наиболее стойким индикатором является *Arabis septentrionalis*.

Разреженный характер растительности серпентинитовых почв объясняют малой толщей мелкозема на серпентинитах, недостатком элементов питания (N, P, K) и неустойчивостью этих почв в силу резко выраженного на них явления морозного выветривания. По мнению Рунэ (Rune, 1953), компоненты растительных группировок на серпентинитах свойственны как щелочным, так и кислым породам, причем в пионерных группировках преобладают алкалинофиты, а в закрытых — климаксовых сообществах — оксилофиты. Это явление наблюдается и на гипербазитах Урала.

По направлению к северу число серпентинофитов убывает. Например, в Северной Швеции их значительно меньше, чем в Южной Европе, что Рунэ (Rune, 1953) связывает с более молодым постгляциальным возрастом северных флор. Если на Рай-Изе встречается лишь треть видов флоры соседних сланцевых гор, то в горном округе Северной Швеции флора 41-го серпентинитового участка составляет 25% (140 видов) флоры соседних несерпентинитовых районов (Rune, 1953). На западе Северной Америки флора серпентинитов небогата (Whittaker, 1954), и в ней мало

узкоэндемичных видов. Но в Калифорнии, в районе горы Спскию (Si- skyou), на серпентинитах встречается 113 видов, из которых 30 эндемов, на диоритах же встречается 101 вид растений и из них только 2 энде- мичны. Подобно Рунэ, Виттакер объясняет богатство серпентинитов Ка- лифорнии эндемами длительностью процесса эндемизации на юге страны по сравнению с севером. Быть может, фактором времени объясняется и отсутствие резко выраженного серпентиноморфоза на Рай-Изе.

Во флоре Северной Швеции на серпентинитах преобладают виды из сем. *Caryophyllaceae*. На Рай-Изе гвоздичные стоят на втором месте (12 ви- дов) после осоковых (14 видов), тогда как на сланцевых горах они ото- двигаются значительно дальше (см. выше). Особенно пышно развиваются на Рай-Изе *Silene acaulis* и *Minuartia arctica*.

По Рунэ (Rune, 1953), реликты и палеоэндемы на серпентинитах чаще приурочены к почвам с высоким содержанием Ca и Mg, а неоэндемы — к почвам, содержащим тяжелые металлы — Ni, Zn, Cu и др.

Особенно интересны и важны для объяснения «серпентинного эффекта» выводы ученых, обративших внимание на химические свойства среды обитания серпентинофитов. Основное значение, по мнению скандинав- ских и американских ученых, имеют следующие особенности этой среды: 1) недостаток главных элементов питания растений (NPK) на серпенти- нитах, 2) токсическое действие ряда химических элементов на растение, 3) неблагоприятное соотношение между количеством магния и кальция ($MgO : CaO > 1$).

Дефицит NPK обычно определяет бесплодие почв; но в опытах Крук- keберга (Kruckeberg, 1951), когда серпентинитовые почвы удобрялись Ca, смесью NPK и Mo, только Ca обусловил нормальный рост растений. Недостаток основных элементов питания растений на серпентинитах ряд ученых (Robinson и др., 1935; Rune, 1953; Walker, 1954) не считает глав- ной причиной «серпентинного эффекта».

По мнению Робинсона (Robinson и др., 1935), основной причиной бесплодия серпентинитовых почв является токсичность поглощаемых растениями Cr и Ni, содержащихся в больших количествах в этих почвах. Рунэ (Rune, 1953), поддерживая эту точку зрения, однако, считал, что действие Cr и Ni связано, кроме того, с другими свойствами почв: с недо- статком питания, недостатком Ca, избытком Mg, избытком Fe в восста- новленной форме, а также с величиной pH, механическим составом почвы и с влиянием климата.

Бесплодие серпентинитовых почв может зависеть от токсичности и высоких концентраций железа в восстановленной форме (Kretschmer. 1931; Rune, 1953). Кора выветривания гипербазитов горы Рай-Из обога- щена железом. В кристаллических сланцах Урала содержание железа также значительно, но здесь не образуется железистой коры выветрива- ния. Кроме того, усвоение железа растениями на сланцах, возможно. лимитируется значительным содержанием марганца в этих горных поро- дах (Поликарпочкин и Поликарпочкина, 1964).

По мнению ряда ученых (Loew, 1901; Novak, 1928, и др.), неблаго- приятное действие на растения избытка Mg связано с низким содержанием в почве Ca. И там, где в серпентинитах имеется значительное количество Ca, серпентинный характер растительности ослабевает. Волкер (Walker, 1954), ссылаясь на ряд авторов, считает основной причиной бесплодия серпентинитовых почв низкое содержание в них Ca. К этому можно доба- вить, что пироксениты (обычно находящиеся в природе в контакте с пери- дотитами и дунитами) — породы, обогащенные кальцием, несут на Урале более богатую флору и растительность.

Следовательно, серпентинофиты должны быть выносливы к низкому уровню в почвах Ca и основных элементов питания и к высокому содержа- нию в них Cr, Ni, Fe и Mg.

Из всего изложенного выше можно заключить следующее:

1) Гипербазитовый горный массив Рай-Из на Полярном Урале по особенностям своей физико-химической обстановки и растительного мира

относится к интерзональной (по Виноградову, 1949) биогеохимической провинции.

2) Индикационное значение для дунитов и перидотитов (горных пород богатых оливином — минералом, обогащенным Mg и обедненным Ca) имеет группа растений «оливинофитов»; они встречаются предпочтительно на этих горных породах в массе или поодиночке, но постоянно и совместно.

3) Основная причина различий в растительном покрове гипербазито- вых и сланцевых горных массивов Полярного Урала лежит, видимо, в различиях химизма этих горных пород. Выяснение влияния особенно- стей их химизма на растения требует специальных исследований.

Изучением химизма растений, обитающих на гипербазитах и кристал- лических сланцах Полярного Урала, заинтересовались сотрудники Лабо- ратории микроэлементов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Автор выражает глубокую признательность заведующему Лабораторией микроэлементов проф. М. Я. Школьнику и сотрудникам Лаборатории Т. А. Парибок и Н. В. Поповой-Алексеевой за произве- денные исследования, результаты которых изложены в статье, опублико- ванной в этом же номере.

ЛИТЕРАТУРА

Алешков А. Н. (1929). Дунито-перидотитовые массивы Полярного Урала. Матер. Комисс. экспед. исслед. АН СССР, 18, сер. уральск. — Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологиче- ских исследованиях. — Виноградов А. П. (1949). Биогеохимические провин- ции. Тр. юбил. сессии, посвящ. Докучаеву. — Высоцкий Н. К. (1904). Не- сколько геоботанических наблюдений на Северном Урале. Почвоведение, VI, 2. — Городков Б. Н. (1926). Полярный Урал в верхнем течении реки Соби. Тр. Бот. муз. АН СССР, XIX. — Городков Б. Н. (1935). Материалы для познания гор- ных тундр Полярного Урала. Тр. Ледн. экспед., IV. — Горчаковский П. Л. и Н. П. Архипова. (1964). Растительный мир обнажений гранита, дунита и дру- гих горных пород на восточном склоне Среднего Урала. Зап. Свердл. отд. Всес. бот. общ., 3. — Заварицкий А. Н. (1932). Перидотитовый массив Рай-Из на Поляр- ном Урале. — Караченцев С. Г., Ю. Е. Молдаванцев и А. С. Пер- фильев. (1964). Новые данные о стратиграфии метаморфической толщи осевой по- лосы Полярного Урала. Бюлл. МОИП, отд. геолог., XXXIX (1). — Поликарпоч- кин В. В. и Р. Т. Поликарпочкина. (1964). Биогеохимические поиски ме- сторождений полезных ископаемых. — Сочава В. Б. (1927). Ботанический очерк лесов Полярного Урала от Нельки до Хулги. Тр. Бот. муз. АН СССР, XXI. — Тю- лина Л. Н. (1929). К эволюции растительного покрова предгорий Южного Урала. — Griggs R. F. (1940). The ecology of rare plants. Bull. Torrey Bot. Club, 67. — Kretschmer L. (1931). Die Pflanzengesellschaften auf Serpentin im Gurhofgra- ben bei Melk. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 80, 3—4. — Kruckeberg A. R. (1951). Intraspecific variability in the response of certain native plant species to serpentine soil. Amer. J. Bot., 38, 6. — Loew O. (1901). The relation of lime and magnesia to plant growth. 1. Liming of soils from a physiological standpoint. U. S. Dept. Agr. Bul., 1. — Novak F. A. (1928). Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques. Preslia, 6. — Pichi-Sermolli R. (1936). Osserva- zioni sulle principali morfosi delle piante del serpentino. N. Gior. Bot. Ital., 43. — Pichi-Sermolli R. (1948). Flore e vegetazione delle serpentine e delle altre ofio- liti dell'alta valle del Tevere (Toscana). Webbia, 6. — Robinson W. O., G. Ed- gington a. H. G. Byers. (1935). Chemical studies of infertile soils derived from rocks high in magnesium and generally high in chromium and nickel. U. S. Dept. Agr. Techn. Bul., 471. — Rune O. (1953). Plant life on serpentines and related rocks in the north of Sweden. Acta Phytogeogr. Suecica, 31. — Walker R. B. (1954). Factors affecting plant growth on serpentine soils. Ecology, 35, 2. — Whittaker R. H. (1954). The vegetational response to serpentine soils. Ecology, 35, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

SPECIFICITY OF THE FLORA AND VEGETATION OF HYPERBASIC ROCKS IN THE POLAR URALS (AS ILLUSTRATED BY THE EXAMPLE OF MT. RAI-IS)

By **K. N. Igoshina**

SUMMARY

Among the mountains of the Polar Urals mainly consisting of crystalline schists, there may be distinguished several olivinite (dunnites and peridotites) mountain massifs. Mt. Rai-Is is an example of such a massif. Its vegetational cover, as compared with that of the neighbouring Mt. Slantzevaya («Schist mountain»), is characterized by its pronounced monotony, poverty of its species composition and a slight participation of mesophilous mosses. The vascular flora of Mt. Rai-Is makes only about 50 per cent of the total number of species occuring on Mt. Slantzevaya. Alongside of the species common to both these mountains, the characteristic feature of the Mt. Rai-Is flora is the presence of a group of olivinicolous species that are rare or entirely lacking on crystalline schists. This group includes: *Arabis septentrionalis*, *Cochlearia arctica*, *Alyssum biovulatum*, *Minuartia rubella*, *Cerastium arvense*, *Dianthus repens*, *Armeria maritima*, *Koeleria asiatica*, as well as the optional oliviniphytes: *Minuartia arctica*, *Silene acaulis*, *Cerastium regelii*, *Deschampsia brevifolia*, *Carex saxatilis*, *Rhacomitrium lanuginosum*.

Representatives of these species can frequently be found as solitary plants, but the invariable presence of all these species on mountain massifs, consisting of dunnites and peridotites, can serve for the recognition of these rocks. *Arabis septentrionalis* may be regarded as a particularly reliable indicator.

Among the factors contributing to the formation, by means of natural selection, of this group of oliviniphytes on Mt. Rai-Is, the most important is apparently, the peculiar features of the chemical composition of its constituent rocks. According to the recent investigations devoted to the problem of the «serpentine flora», the formation, by means of natural selection, of a specific flora on serpentinite rocks was largely due to the excess of Mg, the deficiency of Ca and some other elements most important for plant nutrition, such as N, P and K, as well as the presence of Cr, Ni and Fe.

The causes of the poverty of the Mt. Rai-Is flora, as well as of the sparseness of its vegetational cover, are probably due to the thinness of the soil layer and the scarce occurrence of suitable ecological stations.

Despite the similarity of the climatic conditions of both these mountains, the cold altitudinal sub-belts of vegetation (i. e. the sub-belt of arctic tundra and the sub-belt of sparse vegetation) prevailing in area on Mt. Rai-Is, the sub-belt of hypoarctic tundra prevails on Mt. Slantzevaya. Nevertheless, the group of oliviniphytes is present in all the sub-belts of Mt. Rai-Is.

УДК 581.9 : 581.524.4 : 552 : 54 (471.501)

Т. А. Парибок и Н. В. Алексеева-Попова

СОДЕРЖАНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В РАСТЕНИЯХ ПОЛЯРНОГО УРАЛА В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ СЕРПЕНТИНИТОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

(Получено 17 V 1965)

Многочисленные наблюдения ботаников и геологов показывают, что состав растительности и ее распространение связаны с геологическим строением территории и меняются на различных горных породах. К настоящему времени собран обширный материал о влиянии почвообразующей породы на распределение растений, описаны примеры совпадения границ распространения флоры с границами определенных геологических формаций (А. П. Виноградов, 1949, 1954; Ткалич, 1952; Викторов, 1955; Несветайлова, 1955; Б. В. Виноградов, 1964, и др.).

Такое распространение растительности связано с влиянием всего комплекса физико-химических условий, в том числе и с химическим составом почв и пород. В ряде случаев химический состав почв, их обогащенность определенными элементами является главным фактором распространения растительности. Напомним о существовании галмейной флоры на почвах с избытком цинка, алюминиевой флоры, приуроченной к латеритным почвам, обогащенным алюминием, селеновой, литиевой и других флор (А. П. Виноградов, 1949, 1963; Ковальский и Петрунина, 1964).

До последнего времени наблюдения ботаников о распространении растительности в связи со свойствами горных пород редко сопровождались изучением химического (элементарного) состава растений. Этим занимались главным образом геохимики. Накопленный ими огромный опыт позволил установить прямую зависимость между содержанием определенных химических элементов в горных породах (и почвах) и произрастающих на них растениях. Эта закономерность лежит в основе так называемого биогеохимического метода поисков рудных месторождений по химическому составу растений (А. П. Виноградов, 1954; Малюга, 1954, 1963; Ткалич, 1959; Грабовская и Астрахан, 1963; Поликарпочкин и Поликарпочкина, 1964, и др.).

Растения, произрастающие на горных породах и почвах, обогащенных теми или иными химическими элементами, могут концентрировать эти элементы. Под влиянием изменений в химическом составе растений меняются их ритмы роста и развития, появляется морфологическая изменчивость, возникают эндемичные формы, особые экотипы, разновидности и т. д. Описаны примеры морфологической изменчивости видов, вызванной накоплением определенных химических элементов, например никеля и хрома, в растениях из районов рудных обогащений (А. П. Виноградов, 1954; Малюга, 1954, 1963; Сторожева, 1954; Ковальский, 1963; Ковальский и Петрунина, 1964).

Ярким примером влияния геохимической среды на распространение растений и состав флоры является так называемая серпентинитовая растительность, приуроченная к ультраосновным породам или сформиро-

вавшимся на них почвам. Эта растительность, произрастающая на оливинитах (дунитах), перидотитах и серпентинитах, резко отличается от растительности соседних областей иного геологического строения. Характерными особенностями серпентинитовой флоры являются ограниченный видовой состав, разреженность растительного покрова и наличие особых эндемичных видов, отсутствующих в соседних областях. Серпентинитовая растительность встречается в различных странах Европы, Америки и Азии как в северных, так и в южных широтах (см. обзоры: Rune, 1953; Whittaker, 1954; Krause, 1958).

Резкие отличия растительности при переходе от перидотитов и дунитов к метаморфическим сланцам и другим породам имеются также на Урале. Исследуя растительность Полярного Урала, К. Н. Игошина (1966) обнаружила большие различия в составе флоры и характере растительных формаций на горных массивах, сложенных из ультраосновных пород (гипербазитов), с одной стороны, и из метаморфических зеленых сланцев, с другой. Так, на горе Рай-Из, сложенной гипербазитами (оливинит, перидотит), флора оказалась вдвое беднее видами по сравнению с соседними сланцевыми горами. Ряд видов, широко распространенных на сланцевых горах, совсем не встречается на ультраосновных породах массива Рай-Из.

Так как ультраосновные породы обогащены Mg, Ni, Cr и Co (Mitchell, 1955; Виноградов, 1957, и др.), можно было предположить, что различия в составе флоры и характере растительности на ультраосновных породах и сланцах связаны с различиями в химическом составе этих пород. Это побудило нас исследовать химический (элементарный) состав ультраосновных пород и метаморфических сланцев и произрастающих на них растений. Образцы для анализа были любезно предоставлены нам К. Н. Игошиной.

Содержание химических элементов K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Ni, Cr, Co, Sr, Ba, Mo, Pb и Sn было изучено у 21 вида высших растений и у 4 видов лишайников. Элементарный состав растений Полярного Урала, насколько нам известно, никем еще не изучался. Работа выполнена в лаборатории микроэлементов, руководимой проф. М. Я. Школьником.

Методика

Образцы растений были собраны на массиве Рай-Из и на сланцевых горах в сходных местообитаниях в период с 14 по 22 июля 1963 г. в фазе цветения—плодоношения. Образцы горных пород были взяты в местах сбора растений. Содержание химических элементов в образцах горных пород определяли с помощью полуколичественного спектрального анализа по общепринятой методике для металлометрических проб. Содержание элементов в образцах растений определяли с помощью приближенного количественного спектрального анализа, как описано ранее (Парибок и Кузнецова, 1964). Содержание Ca и Mg в образцах золы анализировали трилонометрически; кроме того, Ca и K определяли с помощью пламенного фотометра Цейсса (модель 3).

Экспериментальная часть

Содержание химических элементов в горных породах. Массив Рай-Из, на котором были собраны растения, сложен перидотитами и дунитами (оливинитами). Эти горные породы в пределах массива почти не встречаются в неизмененном виде, так как подверглись сильной серпентинизации. В некоторых частях массива отдельные тела этих пород почти целиком превращены в змеевики (серпентиниты). Основными породообразующими минералами оливинитов и перидотитов Рай-Из являются оливин, пироксен, хромит и серпентин. Во многих местах массива отмечено хромитовое оруднение (Заварицкий, 1937; Сприн, 1962).

Горы, сложенные метаморфическими зелеными сланцами, расположены в 7 км к северо-северо-востоку от массива Рай-Из. В местах сбора растений преобладали биотитовый, биотито-хлоритовый и биотито-эмфиболитовый сланцы.

Географическое и климатическое описание района приводится в работе К. Н. Игошиной (см. в этом номере «Ботанического журнала»).

Содержание химических элементов в гипербазитах массива Рай-Из и в метаморфических сланцах представлено в табл. 1. Оливинит и перидотит горы Рай-Из содержат много Mg и Fe, а также обогащены Cr, Ni и Co. Содержание Ni и Cr в них составляло 0.4—0.5%, а Co — до 0.01%. Содержание Ca было пониженным — 0.5—1.0%.

ТАБЛИЦА 1

Содержание химических элементов в горных породах Полярного Урала[1]
(в процентах)

Горные породы		Mg	Ca	Fe	Mn	Cu	Ni	Cr	Co	Sr	Ba
Гипербазиты	Перидотит . . .	> 10	1	> 10	0.1	0.002	0.3	0.5	0.008	< 0.003	< 0.01
	Оливинит . . .	> 10	0.5	> 10	0.1	0.001	0.4	0.4	0.01	< 0.003	< 0.01
Сланцы	Биотитовый . .	5	1	10	0.2	0.002	0.006	0.03	0.003	0.01	1
	Биотито-хлоритовый	3	2	5	0.3	0.001	0.005	0.02	0.002	0.01	0.5
	Биотито-амфиболитовый . .	3	3	5	0.2	0.002	0.004	0.02	0.003	0.006	0.3

Полученные результаты соответствуют данным А. Н. Заварицкого (1955), исследовавшего горные породы массива Рай-Из.

Метаморфические сланцы в отличие от гипербазитов содержат больше Ca и Mn и меньше Mg, Fe, Ni, Cr и Co, а также выделяются повышенным содержанием Sr и Ba. В целом содержание элементов в ультраосновных породах и кристаллических сланцах Полярного Урала близко к содержанию их в соответствующих породах из других географических областей (Rune, 1953; Mitchell, 1955; Lounamaa, 1956, и др.).

Содержание химических элементов в растениях. Результаты определения элементов в растениях, собранных на гипербазитах горы Рай-Из и на сланцевых горах, представлены в табл. 2. Элементы K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Ni, Sr и Ba содержались в растениях на обоих типах пород, тогда как Cr, Co, Mo, Pb и Sn были обнаружены не во всех образцах. В табл. 3 приводится среднее содержание элементов для групп растений, представленных несколькими видами (кустарнички, разнотравье, осоковые и лишайники). Элементы, обнаруженные в небольшом числе образцов, в этой таблице опущены.

Листья *Larix sibirica* и кустарничков, собранных на гипербазитах, сильно отличались по содержанию определенных элементов от соответствующих образцов, собранных на сланцах. На гипербазитах в золе листьев кустарничков было много Mg (12.6—16.0% против 5.5—8.5% на сланцах) и значительно меньше Ca (5.0—14.7% против 11.3—20.4% на сланцах). Содержание Mg превосходило содержание Ca и величина отношения Ca/Mg составляла для разных видов 0.41—0.94. В соответствующих образцах растений со сланцев Ca преобладал над Mg (Ca/Mg= =1.51—3.24). В содержании калия больших различий не наблюдалось.

Концентрация Ni и Cr во всех образцах кустарничков на ультраосновных породах была больше, чем на сланцах. Содержание никеля достигало больших величин — 0.1—0.2% в золе. Это в среднем в 6.5 раз больше, чем в листьях тех же растений, собранных на сланцах. Содержание хрома составляло около 0.005%, т. е. увеличивалось в несколько раз в сравнении с содержанием его в растениях на сланцах (табл. 2 и 3).

В содержании железа такой четкой закономерности не обнаружено. У *Betula nana* концентрация железа была выше на сланцах, чем на ультраосновных породах, а у *Dryas octopetala* наоборот. Среднее содержание железа в образцах листьев кустарничков на обеих породах было одинаковым. Это справедливо и для меди, содержание которой в растениях на двух типах пород было близким (табл. 2 и 3).

Растения на сланцах в отличие от растений на гипербазитах накапливали много марганца. Содержание марганца в листьях *Larix sibirica* и *Betula nana* на сланцах было почти в 20 раз больше, чем в листьях этих же растений на ультраосновных породах, а содержание его в листьях *Ledum decumbens* — более чем в 40 раз. При этом концентрация марганца достигала больших величин — 2—4%. Содержание марганца в листьях кустарничков на сланцах было в среднем в 13 раз выше, чем на гипербазитах, и составляло 2.18% (табл. 3).

Содержание Sr и Ba в растениях на сланцах также было значительно выше, чем на гипербазитах. У отдельных видов кустарничков содержание Sr и Ba увеличивалось в десятки раз. Так, листья *Salix arctica* накапливали почти в 40 раз больше стронция на сланцах, чем на гипербазитах, а листья *Dryas octopetala* — в 20 раз больше. Концентрация бария в листьях *Betula nana* и *Salix arctica* увеличивалась на сланцах в 33 и 23 раза соответственно, а в листьях *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* и *Dryas octopetala* — в 10 раз (табл. 2). Среднее содержание Sr и Ba в листьях кустарничков, собранных на сланцах, было в 12—13 раз больше, чем в образцах, собранных на гипербазитах (табл. 3).

[1] Свинец, олово и молибден обнаружены не были. Чувствительность определения 0.001%.

ТАБЛИЦА 2

Содержание химических элементов в растениях на разных горных породах (процент в золе)

Жизненные формы	Виды	Часть растения	Порода	Процент золы	K	Ca	Mg	Ca/Mg	Fe	Mn	Cu	Ni	Cr	Co	Sr	Ba	Mo	Pb	Sn
Деревья	*Larix sibirica* Ledeb.	Листья	Гипербазиты	3.1	15.7	3.7	6.6	0.56	0.2	0.1	0.008	0.04	0.002	—[1]	0.01	0.02	—[1]	—[1]	—[1]
			Сланцы	3.1	22.4	13.3	5.5	2.42	0.3	2.0	0.01	0.03	—	—	0.02	0.15	—	0.003	—
Кустарнички	*Betula nana* L.	Листья	Гипербазиты	3.3	22.2	8.3	12.8	0.65	0.4	0.2	0.015	0.2	0.003	< 0.003	0.01	0.006	—	0.002	—
			Сланцы	2.8	17.7	12.8	8.5	1.51	0.7	4.0	0.02	0.04	< 0.001	0.003	0.03	0.2	—	0.002	—
	Vaccinium uliginosum L.	»	Гипербазиты	2.8	16.8	11.1	12.6	0.88	0.4	0.2	0.03	0.1	0.003	—	0.01	0.04	—	0.001	—
			Сланцы	3.2	16.1	11.3	7.3	1.55	0.5	2.0	0.03	0.01	< 0.001	—	0.05	0.4	0.002	0.001	—
	Ledum decumbens (Ait.) Small.	»	Гипербазиты	3.2	11.2	14.7	15.6	0.94	0.5	0.09	0.01	0.1	0.008	—	0.004	0.02	—	0.002	—
			Сланцы	2.8	15.4	20.4	6.3	3.24	0.3	4.0	0.02	0.01	< 0.001	—	0.015	0.2	—	0.002	—
	Salix arctica Pall.	»	Гипербазиты	5.6	24.2	5.0	12.1	0.41	0.3	0.2	0.01	0.15	0.002	—	0.004	< 0.003	—	—	—
			Сланцы	7.6	22.6	15.4	5.5	2.80	0.2	0.6	0.02	0.01	—	—	0.15	0.07	< 0.001	—	—
	Dryas octopetala L.	»	Гипербазиты	2.9	21.0	6.7	16.0	0.42	0.7	0.1	0.015	0.1	0.008	—	0.01	0.01	—	0.003	—
			Сланцы	5.2	20.0	15.2	6.8	2.24	0.3	0.3	0.015	0.03	0.002	—	0.2	0.1	—	< 0.001	—
Травы. Разнотравье. Стелющееся и подушковидное	*Silene acaulis* L.	Надземная часть	Гипербазиты	7.6	11.9	3.6			2	0.2	0.005	0.1	0.05	—	0.01	0.04	—	0.003	—
			Сланцы	14.1	11.3	14.4			0.6	0.2	0.005	0.008	0.002	—	0.2	0.1	—	0.001	—
	Minuartia arctica (Stev.) Aschers. et Graebn.	То же	Гипербазиты	6.7	18.7	4.2			2	0.1	0.005	0.1	0.04	—	0.01	0.04	—	0.003	—
			Сланцы	6.2	24.3	9.2			0.8	0.3	0.005	0.01	0.002	—	0.02	0.07	—	0.001	—
	Saxifraga spinulosa Adams	»	Гипербазиты	4.6	7.4	5.2			2	0.1	0.006	0.1	0.02	—	0.02	0.2	—	0.003	—
			Сланцы	5.8	10.1	25.9			0.7	0.15	0.007	0.01	0.001	—	0.2	0.6	—	< 0.001	—
Травы. Разнотравье. Прямостоячее	*Saxifraga hirculus* L.	Надземная часть	Гипербазиты	6.8	22.4	3.5			0.3	0.09	0.007	0.06	0.002	—	0.006	0.04	0.001	< 0.001	—
			Сланцы	8.1	22.6	20.5			0.2	0.07	0.005	0.006	—	—	0.04	0.07	0.003	—	—
	Pachypleurum alpinum Ledeb.	То же	Гипербазиты	8.1					0.3	0.06	0.008	0.06	0.003	—	0.01	0.01	—	—	—
			Сланцы	8.5					0.2	0.2	0.006	0.005	—	—	0.09	0.06	—	—	—
	Rumex arifolius All.	Листья	Гипербазиты	7.8	24.4	1.4			0.3	0.2	0.01	0.06	0.001	—	0.003	< 0.003	< 0.001	—	—
			Сланцы	9.0	30.6	4.8			0.2	0.4	0.008	0.003	—	—	0.04	0.02	—	—	—
	Polygonum bistorta L.	Надземная часть	Гипербазиты	7.2	24.9	7.8	10.1	0.77	0.3	0.1	0.01	0.1	0.001	—	0.02	0.02	—	—	—
			Сланцы	7.3	31.1	9.6	8.6	1.12	0.3	2	0.015	0.02	—	—	0.05	0.04	0.001	—	—
	Lagotis minor (Willd.) Standl.	Листья	Гипербазиты	7.8	26.9	3.7	11.3	0.33	0.3	0.06	0.015	0.1	0.002	—	0.006	0.004	—	—	—
			Сланцы	7.6	27.3	10.9	4.6	2.37	0.2	0.09	0.01	0.004	—	—	0.06	0.006	0.001	—	—
	Oxyria digyna (L.) Hill.	»	Гипербазиты	11.7	18.6	1.1			0.9	0.1	0.007	0.15	0.02	—	0.005	< 0.003	—	0.001	—
			Сланцы	8.8	32.9	4.8			0.5	0.2	0.007	0.005	0.001	—	0.05	0.04	0.001	< 0.001	—
	Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	»	Гипербазиты	6.2	14.9	4.7	18.4	0.26	2	0.09	0.008	0.1	0.03	—	0.01	0.01	—	0.001	—
			Сланцы	7.8	20.5	17.2	6.2	2.78	0.3	0.1	0.007	0.004	0.002	—	0.1	0.06	—	—	—
Травы. Злаки	*Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.	Надземная часть	Гипербазиты	4.6					0.3	0.2	0.006	0.04	0.003	—	0.006	0.009	0.001	< 0.001	—
			Сланцы	4.5					0.2	0.3	0.008	0.015	0.001	—	0.01	0.02	0.008	—	—
Травы. Осоковые	*Eriophorum vaginatum* L.	Листья	Гипербазиты	3.9	24.1	1.5	5.8	0.26	0.4	1	0.02	0.04	0.004	—	0.01	0.06	0.001	0.002	—
			Сланцы	3.5	22.1	5.8	4.5	1.29	0.3	2.5	0.015	0.01	0.001	—	0.03	0.15	0.007	0.002	—
	Eriophorum angustifolium Roth.	»	Гипербазиты	4.2	24.2	2.5	6.8	0.37	0.3	1	0.015	0.04	0.004	—	0.003	0.02	0.001	0.001	—
			Сланцы	4.3	26.6	7.3	4.1	1.78	0.3	2	0.015	0.01	< 0.001	—	0.02	0.05	0.007	—	—
	Carex ensifolia Turcz. ssp. *arctosibirica* Jurtz.	»	Гипербазиты	5.6	24.6	2.1	5.5	0.38	0.3	0.8	0.015	0.03	0.003	—	0.004	0.007	0.001	—	—
			Сланцы	5.7	26.9	5.4	2.9	1.86	0.3	2.0	0.015	0.01	< 0.001	—	0.07	0.15	0.003	—	—
Мхи	*Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.	Все растение	Гипербазиты	4.5					> 3	0.2	0.015	0.3	0.1	0.008	0.015	0.05	—	0.04	—
			Сланцы	2.5					> 3	0.2	0.02	0.04	0.02	0.007	0.03	0.1	—	0.06	< 0.003
Лишайники	*Cetraria islandica* (L.) Ach.	Все растение	Гипербазиты	2.5					3	0.1	0.02	0.1	0.07	0.006	0.015	0.04	—	0.05	< 0.003
			Сланцы	1.6					3	0.4	0.02	0.015	0.008	0.004	0.03	0.2	—	0.03	< 0.003
	Cetraria cucullata (Bell.) Ach.	То же	Гипербазиты	3.9					> 3	0.2	0.015	0.1	0.1	0.008	0.02	0.07	—	0.05	< 0.003
			Сланцы	2.2					3	0.6	0.015	0.03	0.009	< 0.003	0.05	0.15	—	0.03	0.003
	Cladonia alpestris (L.) Rabh.	»	Гипербазиты	7.3					> 3	0.15	0.008	0.3	0.15	0.008	0.02	0.06	—	0.03	< 0.003
			Сланцы	1.2					> 3	0.15	0.02	0.02	0.01	0.003	0.05	0.15	—	0.06	0.003
	Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Mass.	»	Гипербазиты	0.82					> 3	0.2	0.02	0.3	0.1	0.008	0.03	0.06	—	0.06	0.005
			Сланцы	0.70					3	0.3	0.02	0.02	0.008	0.003	0.06	0.1	0.002	0.06	0.003

[1] Знак тире обозначает, что элемент не обнаружен. Чувствительность определения Mo и Pb — 0.001%, Co и Sn — 0.003% в золе.

ТАБЛИЦА 3

Среднее содержание химических элементов в растениях на разных горных породах (процент в золе)

Жизненные формы		Число видов	Часть растения	Порода	K	Ca	Mg	Ca/Mg	Fe	Mn	Cu	Ni	Cr	Sr	Ba
Кустарнички		5	Листья	Гипербазиты	19.1	9.2	13.8	0.67	0.46	0.17	0.016	0.13	0.0046	0.0076	0.015
				Сланцы	18.3	15.0	6.9	2.18	0.40	2.18	0.021	0.02	< 0.001	0.089	0.19
Травы	Разнотравье: Стелющееся и подушковидное	3	Надземная часть	Гипербазиты	12.7	4.3	—	—	2.2	0.13	0.0053	0.1	0.037	0.013	0.093
				Сланцы	15.3	16.5	—	—	0.7	0.20	0.0057	0.009	0.0016	0.14	0.25
	Разнотравье: Прямостоячее	7	Листья	Гипербазиты	22.2	3.7	13.3	0.28	0.63	0.10	0.0093	0.09	0.0084	0.008	0.012
				Сланцы	27.5	11.3	6.5	1.74	0.27	0.43	0.0083	0.007	< 0.001	0.061	0.042
	Осоковые	3	Листья	Гипербазиты	24.3	2.0	6.0	0.33	0.33	0.90	0.017	0.037	0.0037	0.0057	0.029
				Сланцы	25.5	6.2	3.8	1.63	0.30	2.2	0.015	0.01	< 0.001	0.04	0.12
Лишайники		4	Все растение	Гипербазиты	—	—	—	—	> 3	0.16	0.016	0.2	0.105	0.021	0.058
				Сланцы	—	—	—	—	> 3	0.36	0.019	0.02	0.0088	0.047	0.15

Кобальт был найден только в листьях *Betula nana*. У кустарничков содержание его, по-видимому, было значительно ниже минимального количества, обнаруживаемого данным методом (< 0.003% в золе). Молибден был обнаружен в количестве 0.001—0.002% лишь в листьях *Salix arctica* и *Vaccinium uliginosum*, росших на сланцах. Свинец содержался в большинстве образцов (<0.001—0.003%). Линии олова на спектрограммах отсутствовали.

Виды разнотравья на ультраосновных породах отличались низким содержанием Ca (1.1—7.8%) в сравнении с теми же видами на сланцах (4.8—25.9%), а содержание Mg в них было высоким (10.1—18.4% против 4.6—8.6% на сланцах). Содержание калия мало варьировало, немного увеличиваясь у некоторых видов на сланцах (табл. 2).

Растения, произрастающие на сланцах, накапливали много Sr и Ba; содержание Mn у некоторых видов также было повышенным. У отдельных видов разнотравья — *Silene acaulis*, *Rumex arifolius*, *Lagotis minor*, *Oxyria digyna* и других содержание Sr и Ba возрастало в 10—20 раз (табл. 2). Стелющиеся и подушковидные формы разнотравья накапливали больше Sr и Ba, чем прямостоячие. В целом содержание Sr в разнотравье на сланцах было в 9 раз больше, чем на гипербазитах, а содержание Ba — в 3 раза больше.

Содержание меди в растениях на обеих горных породах было близким, причем виды стелющихся растений были беднее медью, чем прямостоячих. В целом разнотравье характеризовалось пониженным содержанием Cu и Mn, в особенности по сравнению с осоковыми и кустарничками (табл. 3). Среди разнотравья обнаружены виды, которые содержали минимальное количество некоторых элементов (Mn, Fe и Cr) в сравнении со всеми остальными изученными видами. Это *Pachypleurum alpinum*, *Lagotis minor* и др.

Злак *Arctagrostis latifolia* и осоковые, подобно другим растениям, на ультраосновных породах содержали больше Ni и Cr, а на сланцах — Mn, Sr и Ba. Содержание Ca у осоковых на ультраосновных породах было в 2.5—4 раза ниже, чем на сланцах, а содержание Mg, наоборот, значительно выше; величина отношения Ca/Mg у растений соответственно равнялась 0.26—0.38 и 1.29—1.86. Содержание калия в растениях на разных горных породах было одинаковым. Осоковые выделялись большим содержанием меди, которое составляло в среднем 0.016%. В растениях на сланцах обнаружено больше молибдена, чем в растениях на гипербазитах. В целом осоковые в сравнении с другими растениями выделялись низким содержанием Ca и Mg и большим содержанием Cu и Mn, которое уступало лишь содержанию Mn в листьях кустарничков на сланцах.

Мох *Rhacomitrium lanuginosum* на ультраосновных породах отличался очень высоким содержанием Fe, Ni, Cr и Co. Это растение концентрировало также свинец — 0.04—0.06%. Не исключено, что высокое содержание Fe, Ni, Cr и Co, особенно на гипербазитах, в какой-то степени связано с загрязнением образцов частицами пород. Следует, однако, указать, что во мхах на ультраосновных породах Финляндии обнаружено такое же содержание Ni и Co (Lounamaa, 1956), как и на Полярном Урале.

Лишайники на ультраосновных породах были обогащены Ni, Cr и Co, а на сланцах содержали больше Sr, Ba и Mn. Содержание никеля в лишайниках на ультраосновных породах было в среднем в 10 раз выше, чем на сланцах, и достигало 0.1—0.3%. Содержание хрома также было высоким: 0.07—0.15%. Это в среднем в 12 раз больше, чем на сланцах. Концентрация железа в золе лишайников составляла несколько процентов, т. е. была выше, чем у всех остальных растений, кроме мха. Лишайники отличались также большой концентрацией свинца (0.03—0.06%) и олова (< 0.003—0.005%), которые присутствовали во всех образцах. В отличие от высших растений во всех лишайниках обнаружен кобальт, содержание которого было больше в образцах с ультраосновных пород, чем со сланцев и составляло 0.006—0.008%. Содержание меди было значительным — 0.01—0.02%, а содержание марганца — в несколько раз меньше, чем у осоковых и кустарничков, способных накапливать большие количества этого элемента (табл. 2 и 3).

Полученные данные позволяют выделить отдельные виды или группы растений, способные накапливать большие количества тех или иных элементов. Приведем примеры такой концентрации элементов растениями, названной А. П. Виноградовым (1954) селективной. Так, *Betula nana* и кустарнички *Vaccinium uliginosum* и *Ledum decumbens* выделялись способностью накапливать большие количества марганца (2—4%) по сравнению со всеми остальными растениями. Они же выделялись повышенным содержанием меди (0.015—0.03%). Представители родов *Betula* и *Vaccinium* известны как накопители марганца. Содержание этого элемента в листьях *Betula verrucosa* и у нескольких видов рода *Vaccinium*, собранных на разных почвах Финляндии, составляло 1—3% и больше (Erkama, 1947; Lounamaa, 1956). Следуя определению В. В. Ковальского и Н. С. Петруниной (1964), эти роды можно отнести к привычным концентраторам марганца.

Лишайники резко отличались от других растений по химическому составу золы. Они выделялись высоким содержанием Fe, Ni, Cr, Co, Pb и Sn и сравнительно пониженным содержанием марганца. Своеобразие химического элементарного состава лишайников обнаружил в Финляндии Лоунамаа (Lounamaa, 1956), который пришел к сходным результатам. По его данным, лишайники отличаются исключительно высоким содержанием Sn, Pb, Zn и Cd и пониженным содержанием бора и марганца. Кроме того, в сравнении с другими растениями они накапливают много Ga, Y, Zr, а также

Cr и Co, особенно на ультраосновных породах. Высокое содержание ряда элементов в лишайниках в сравнении с высшими растениями, по-видимому, связано с их медленным продолжительным ростом и большим возрастом, насчитывающим десятилетия.

Помимо селективной концентрации элементов, мы встречаемся на Полярном Урале и с групповой концентрацией. Этот тип концентрации, связанный с обогащением пород (или почв) определенными элементами, характеризуется накоплением этих элементов в самых различных растениях данной области, независимо от их видовой, родовой или иной систематической принадлежности (Виноградов, 1954). Так, на ультраосновных породах, обогащенных Mg, Ni, Cr и Co, растения отличались высоким содержанием этих элементов, независимо от своего систематического положения. Растения же на сланцах в соответствии с их химическим составом накапливали значительные количества Ca, Mn, Sr и Ba (табл. 1, 2, 3).

Обсуждение результатов

Как показала К. Н. Игошина (1966), растительность на ультраосновных породах массива Рай-Из бедна видами и разрежена, т. е. имеет характерные черты так называемой серпентинитовой растительности. Своеобразный характер растительности массива связан с химическим составом ультраосновных пород, богатых Ni, Cr, Co и Mg, но бедных Ca (табл. 1). Мы установили, что растения массива Рай-Из отличаются высокой концентрацией Ni, Cr (и Co), повышенным содержанием Mg и пониженным Ca. Величина отношения Ca/Mg для видов, собранных на гипербазитах, составляет в среднем 0.4, тогда как для растений, произрастающих на сланцах, — 1.9 (табл. 2 и 3).

Причины появления характерной серпентинитовой растительности на ультраосновных породах или сформировавшихся на них почвах уже обсуждались в литературе (Rune, 1953; Walker, 1954; Krause, 1958).

Различные объяснения можно свести к следующим: 1) неблагоприятное соотношение Mg и Ca и низкая обеспеченность кальцием; 2) недостаток необходимых макроэлементов — N, K, P; 3) недостаток молибдена; 4) высокое содержание железа; 5) токсическое действие тяжелых металлов — Ni, Cr и Co. Рассмотрим эти объяснения, сопоставив полученные нами данные с результатами других исследователей.

1. Неблагоприятное соотношение Mg и Ca и низкая обеспеченность кальцием. Высокое содержание Mg и пониженное содержание Ca в ультраосновных породах и развившихся на них почвах привели к предположению, что неблагоприятное действие таких пород и почв на растения связано с избытком магния и низкой величиной отношения Ca/Mg (Novak, 1928; Walker, 1954, и др.). Оказалось, однако, что в различных географических областях содержание магния в таких почвах очень сильно варьирует: от следов до 36% MgO (Robinson, Edgington a. Byers, 1935). Во влажных тропических районах серпентинитовые почвы бедны магнием, так как он почти полностью вымывается.

Вероятно поэтому, в одних случаях у растений было обнаружено высокое содержание магния, превышающее содержание в них кальция (Kretschmer, 1931; Němec, 1951a; Walker, 1954; Walker и др., 1955), в других случаях содержание кальция в растениях было довольно значительным и величина отношения Ca/Mg была больше 1 (Birrell a. Wright, 1945; Lisanti, 1952; Minguzzi e. Vergnano, 1953).

Некоторые исследователи (Vlamis a. Jenny, 1948; Vlamis, 1949; Walker, 1954; Walker и др., 1955) установили, что неблагоприятное влияние серпентинитовых почв на культурные растения обусловлено низким содержанием доступного кальция. Создавая в почвах различную степень насыщения кальцием и магнием, удалось обнаружить, что дикорастущие виды, приуроченные к серпентинитовым почвам, способны хорошо расти при значительно более низком содержании кальция в почве, чем культурные растения. При этом такие виды способны поглощать больше Ca и меньше Mg, чем культурные (Walker, 1954; Walker и др., 1955). На основании опытов с дикорастущими растениями некоторые исследователи (Kruckeberg, 1954; Walker, 1954) приходят к заключению, что способность серпентинитовых экотипов широко распространенных видов, а также эндемичных видов хорошо расти на серпентинитовых почвах определяется прежде всего их устойчивостью к низкому содержанию кальция.

Выдвигаемое объяснение справедливо лишь для некоторых серпентинитовых почв, на которых не проявляется токсическое действие Ni и Cr, а содержание доступного растениям кальция невелико. Благоприятное действие кальция в виде карбоната на рост растений на серпентинитовых почвах Шотландии с высоким содержанием доступного растениям никеля объясняется не улучшением снабжения кальцием как питательным элементом, а уменьшением доступности Ni для растений вследствие повышения величины pH (Hunter a. Vergnano, 1952; Vergnano, 1953; Crooke, 1956). При известковании серпентинитовых почв Южной Чехии поглощение Ni, Cr и Co деревьями снижалось (Němec, 1954, 1957).

Большие дозы кальция уменьшают некроз, вызванный у овса высокими концентрациями никеля (Vergnano, 1953). Кальций, по-видимому, способен также ослаблять токсическое действие хрома па растения (Koenig, 1910, — цит. по: Rune, 1953).

Таким образом, положительное действие кальция на растения на серпентинитовых почвах может быть не прямым, а косвенным, связанным с уменьшением доступности тяжелых металлов для растений и ослаблением их токсического действия.

Каковы потребности в кальции дикорастущих видов и как они обеспечиваются почвами, образовавшимися из серпентинитов и близких к ним пород, еще мало известно. По нашим определениям, содержание кальция в растениях на ультраосновных породах Полярного Урала было низким и составляло 1.1—14.7% на золу или 0.1—0.6% на сухое вещество. Однако данные, приведенные в сводке В. Д. Александровой с соавторами (1964), показывают, что содержание такого же порядка встречается у растений близких видов на Крайнем Севере. Содержание магния в растениях на ультраосновных породах массива Рай-Из было высоким: 5.5—18.4% на золу или 0.2—1.3% на сухое вещество. В соответствующих образцах растений, собранных на сланцах, оно было значительно ниже: 2.9—8.6% на золу или 0.08—0.7% на сухое вещество (табл. 2 и 3).

Среди исследованных растений мы не встретили таких, которые способны ограничивать поступление магния на ультраосновных породах, как это наблюдали для некоторых растений в Калифорнии (Walker, 1954; Walker и др., 1955). Накопление магния в растениях Полярного Урала не сопровождалось угнетением или нарушениями в росте. По-видимому, эти растения способны каким-то образом обезвреживать большие количества магния, переводя его в нерастворимые балластные соединения.

Растения на ультраосновных породах Полярного Урала характеризовались очень низким значением величины Ca/Mg: от 0.26 до 0.94 для разных видов. Соотношение между Ca и Mg в растениях на сланцах соответствовало нормальному: 1.12—3.24. Таким образом, баланс Ca и Mg в растениях на ультраосновных породах Полярного Урала нарушается, магний резко превалирует над кальцием.

Поскольку растения на ультраосновных породах массива Рай-Из росли и развивались так же, как соответствующие виды на сланцах, они адаптированы к такому соотношению Ca и Mg. Виды же, которые приурочены исключительно к сланцевым горам и не встречаются на массиве Рай-Из, по-видимому, не переносят нарушений баланса Ca и Mg.

2. Недостаток макроэлементов — N, K, P. Почвы, сформировавшиеся на ультраосновных породах, отличаются низким содержанием основных питательных элементов. Культурные растения на таких почвах испытывают недостаток этих элементов (Gordon a. Lipman, 1926; Němec, 1951б; Hunter a. Vergnano, 1952; Hunter, 1954; Vergnano, 1959, и др.). Обеспеченность дикорастущих видов основными питательными элементами на таких почвах мало изучена. Содержание K и P в древесных и травянистых растениях на серпентинитовых почвах в одних

случаях было значительно снижено (Němec, 1951a; Minguzzi e. Vergnano, 1953), в других мало отличалось от обычного (Lisanti, 1952).

Растения Полярного Урала на ультраосновных породах не испытывали недостатка калия. Содержание калия в них было значительным и не уступало содержанию его в образцах растений, собранных на сланцах. Близкое содержание калия приводится для родственных видов из других районов Крайнего Севера (Александрова, 1964).

Недостаток основных элементов минерального питания в почвах, сформировавшихся на ультраосновных породах, не может служить причиной появления своеобразной флоры на таких почвах, хотя он и влияет на рост растений в этих условиях. Некоторые подзолистые и минеральные почвы Сев. Швеции так же бедны растворимыми K и P, как серпентинитовые, но не оказывают такого специфического влияния на растительность (Rune, 1953).

Помимо непосредственного влияния на рост растений, уровень макроэлементов в серпентинитовых почвах может влиять на поступление тяжелых металлов и их токсичность для растений. Полевые и вегетационные опыты показали, что токсическое действие никеля на растения уменьшается при высоком содержании K, N, Mg или Ca в среде и, наоборот, увеличивается при высоком содержании фосфора (Hunter a. Vergnano, 1952; Vergnano, 1953; Crooke a. Inkson, 1955).

3. Недостаток молибдена. Некоторые серпентинитовые почвы, помимо недостатка макроэлементов, отличаются также низким содержанием доступного для растений молибдена. Культурные растения на таких почвах сильно страдают от недостатка молибдена и обнаруживают очень низкое его содержание (Walker, 1948; Johnson, Pearson a. Stout, 1952).

В противоположность этим данным содержание молибдена в растениях, культивируемых на серпентинитовых почвах Тосканы, было нормальным (Vergnano, 1959). Дикорастущие виды на ультраосновных породах Финляндии отличались высоким содержанием молибдена, которое не уступало или даже превышало содержание молибдена в растениях на других породах (Lounamaa, 1956). По-видимому, почвы, сформировавшиеся на серпентинитах и близких к ним породах, могут значительно различаться по содержанию доступного растениям молибдена.

По нашим определениям, концентрация молибдена в растениях на ультраосновных породах Полярного Урала была несколько ниже, чем в растениях на сланцах. Таким образом, едва ли можно считать, что низкое содержание доступного молибдена является причиной появления своеобразной растительности на ультраосновных породах, тем более что мы не знаем потребностей дикорастущих видов в этом элементе.

4. Высокое содержание железа. Некоторые авторы (Novak, 1928; Kretschmer, 1931) высказали предположение, что неблагоприятное влияние на растения ультраосновных пород связано с большим содержанием в них железа (до 10% Fe_2O_3). Исключительно высокое содержание железа (50—70% Fe_2O_3) обнаружено в латеритных почвах тропических районов, сформировавшихся на серпентинитах (Robinson и др., 1935; Birrell и др., 1939; Birrell a. Wright, 1945).

Следует, однако, отметить, что содержание доступного растениям железа в серпентинитовых почвах мало исследовано. По-видимому, большая часть железа находится в недоступной для растений форме. Дикорастущие и культурные растения на серпентинитовых почвах Тосканы содержали обычные количества железа (Minguzzi e. Vergnano, 1953; Vergnano, 1958, 1959). Содержание железа в угнетенных деревьях на серпентинитовых почвах Южной Чехии было даже ниже, чем в здоровых на обычных почвах (Němec, 1951a).

По нашим данным, содержание железа в кустарничках и осоковых на ультраосновных породах и сланцах было одинаковым (табл. 3). В листьях прямостоячего разнотравья на ультраосновных породах оно было выше, чем на сланцах.[1] При этом содержание железа в различных растениях на ультраосновных породах соответствовало его содержанию у родственных видов в иных местообитаниях. Таким образом, нет серьезных оснований рассматривать железо в качестве элемента, влияющего на формирование серпентинитовой растительности. Следует также принимать во внимание антагонизм между Fe и Ni. Установлено, что при высоком содержании никеля в среде поступление железа в растения снижается (Crooke, Hunter a. Vergnano, 1954; Crooke, 1955).

5. Токсическое действие тяжелых металлов — Ni, Cr и Co. Многие исследователи полагают, что причиной угнетения роста культурных растений, а также возникновения своеобразной флоры на ультраосновных породах или сформировавшихся на них почвах является высокое содержание в них Ni, Cr и Co (Robinson и др., 1935; Birrell и др., 1939; Minguzzi e. Vergnano, 1953; Němec, 1954, 1957; Vergnano, 1958, и др).

Содержание кислоторастворимого и обменного никеля в серпентинитовых почвах Шотландии в десятки и сотни раз превышало нормальный уровень. При этом концентрация никеля в листьях овса, страдавшего от его токсического действия, составляла от 24 до 134 мг/кг сухого вещества, т. е. увеличивалась в десятки раз по сравнению с обычной (Mitchell, 1945; Hunter a. Vergnano, 1952; Vergnano, 1953).

Во многих странах обнаружено большое содержание Ni, Cr и Co в различных растениях, произрастающих на ультраосновных породах или сформировавшихся на них почвах (Rankama, 1941; Birrell a. Wright, 1945; Němec, 1954, 1957; Walenczak, 1955; Vergnano, 1958, и др.). В тех районах, где серпентинитовая растительность характеризуется морфологической изменчивостью, угнетенными формами и эндемичными видами, растения сильно концентрируют Ni и Cr. Так, карликовые формы *Senecio viscosus* L., растущего в Нижней Силезии на выходах серпентинитов с включением хромита, содержат 0.03—0.09% хрома в золе, тогда как обычные формы этого растения из других местообитаний — всего лишь 0.0001—0.001% (Sarosiek, 1958).

По данным Д. П. Малюги (1963), содержание хрома в золе растений над хромитовым месторождением Южного Урала, сложенным дунитами и перидотитами, достигало 0.08—0.2%. В районе никелевых месторождений, приуроченных к перидотитовым массивам, Малюга (1954, 1963) и М. М. Сторожева (1954) обнаружили эндемичные формы растений с разнообразной морфологической изменчивостью. Появление этих форм, по мнению авторов, связано с концентрированием никеля, которое достигало 0.04% в золе против 0.0007% у нормальных растений.

На серпентинитовых почвах Южной Чехии наблюдали гибель деревьев (сосны, березы и др.), вызванную токсическим действием Ni, Cr и Co. Содержание этих тяжелых металлов в листьях деревьев достигало в некоторых образцах огромных величин — 2—4% (Němec, 1954, 1957). Исключительно высокое содержание никеля (до 5.52%) обнаружено в золе эндемичного вида *Alyssum bertolonii* вблизи Флоренции (Vergnano, 1958).

Чувствительность разных видов растений к Ni, Cr и Co различна. По данным Малюги (1946), одни и те же степные травянистые растения Южного Урала росли и развивались нормально как на почвах со средним содержанием никеля и кобальта, так и на почвах со стократным обогащением. Листопадные же деревья сильно страдали от избытка никеля, приобретали уродливые карликовые формы. Содержание никеля в эндемичных формах степных растений составляло 0.02—0.04% в золе (Малюга, 1963).

По нашим определениям, кустарнички и травянистые тундровые растения на ультраосновных породах Полярного Урала содержат от 0.03

[1] Стелющиеся и подушковидные формы разнотравья, которые могли быть загрязнены частицами породы, здесь не учитываются.

до 0.2% никеля в золе, т. е. больше, чем степные травянистые растения Южного Урала. Тем не менее угнетения роста или морфологических изменений у растений не было заметно. Содержание хрома в этих растениях также было высоким — в среднем 0.016%. Максимальные концентрации Ni, Cr и Co были обнаружены в лишайниках: 0.2, 0.1 и 0.008% соответственно. Близкие результаты получены для дикорастущих видов, произрастающих на ультраосновных породах в Финляндии (Lounamaa, 1956).

Содержание никеля у разных групп растений на ультраосновных породах Полярного Урала увеличивалось в различной степени: у кустарничков в 6.5 раза, у лишайников и разнотравья в 10—13 раз, а у осоковых только в 3.7 раза по сравнению с соответствующими растениями на сланцах (табл. 3). Можно предполагать, что способность одних тундровых растений (кустарнички и разнотравье) хорошо расти на ультраосновных породах связана с их устойчивостью к высоким концентрациям Ni и Cr, а других (осоковые) — с ограничением поступления этих тяжелых металлов. По-видимому, тяжелые металлы, поглощаемые растениями в больших количествах, выводятся из обмена, связываются в инертные соединения и таким путем накапливаются без ущерба для жизнедеятельности растений.

Таким образом, наши данные, а также результаты других исследователей свидетельствуют о том, что своеобразие растительности на ультраосновных породах или сформировавшихся на них почвах связано с влиянием на растения Ni, Cr и, по-видимому, Co. Это, однако, не означает, что другие факторы, в особенности низкое содержание кальция и высокий уровень магния, не имеют значения. В зависимости от количества и доступности перечисленных элементов в почве их влияние на растительность может проявиться в большей или меньшей степени.

Если содержание Ni и Cr в почвах велико и приближается к токсическому уровню для растений, то оно, по-видимому, играет решающую роль в формировании растительности, и лишь те виды, которые способны выносить высокие концентрации этих элементов или сильно ограничивать их поступление, составляют специфическую флору на таких почвах. В условиях же относительно небольшой концентрации тяжелых металлов в почвах, но резко нарушенного соотношения Ca/Mg важное значение может иметь способность растений переносить неблагоприятный баланс этих элементов. Картина может еще усложняться и дополняться взаимным влиянием макро- и микроэлементов при поглощении их растениями.

На примере растительности массива Рай-Из мы встречаемся с влиянием двух основных факторов: высокой концентрации Ni и Cr и неблагоприятного соотношения Ca и Mg. Виды, которые мы анализировали, являются непривычными концентраторами Ni и Cr. Они способны расти как на ультраосновных породах, так и на сланцах, т. е. адаптировались к различному содержанию Ni и Cr в среде. Морфологически такие растения не отличаются друг от друга. Можно предполагать, что эти виды на разных субстратах представлены физиологически различными формами: устойчивыми к высоким концентрациям Ni и Cr на ультраосновных породах и обычными на сланцах. На ультраосновных породах растения адаптированы также к неблагоприятному соотношению Ca и Mg. Виды, которые не встречаются на массиве Рай-Из, но произрастают на сланцевых горах, по-видимому, не переносят высоких концентраций Ni и Cr и нарушений баланса Ca и Mg и поэтому не поселяются на ультраосновных породах.

Это предположение следует проверить экспериментально, выращивая виды местной флоры Полярного Урала при различном содержании Ni, Cr, Mg и Ca в среде. Таким путем можно разграничить влияние отдельных химических элементов, а также обнаружить физиологически различные экотипы в пределах видов, распространенных на разных горных породах.

Выводы

Исследование содержания 14 химических элементов в ультраосновных породах и метаморфических сланцах и 25 произрастающих на них дикорастущих видах Полярного Урала обнаружило следующее.

1. Ультраосновные породы массива Рай-Из характеризуются высоким содержанием Mg, Fe, Ni, Cr и Co и пониженным содержанием Ca по сравнению с метаморфическими зелеными сланцами, в которых больше Ca, Ba, Sr и Mn.

2. Кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *Betula nana* и *Ledum decumbens* являются концентраторами марганца, а также содержат значительное количество меди, кальция, магния и никеля. Осоковые отличаются повышенным содержанием меди и марганца и низким содержанием кальция и магния. Лишайники резко отличаются от других растений по химическому составу золы, накапливая много Fe, Ni, Cr, Co, Pb и Sn. Виды разнотравья характеризуются пониженным содержанием ряда химических элементов.

3. Растения, произрастающие на ультраосновных породах, независимо от своего систематического положения, концентрируют Ni и Cr, содержат много Mg и мало Ca. Величина отношения Ca/Mg составляет для разных видов в среднем 0.4. Растения, собранные на метаморфических сланцах, отличаются высоким содержанием Ca, Sr, Ba и Mn; величина отношения Ca/Mg для разных видов достигает в среднем 1.9.

4. Можно предполагать, что формирование своеобразной растительности на массиве Рай-Из, бедной видами и разреженной, связано с влиянием химического состава ультраосновных пород и прежде всего с высокой концентрацией Ni и Cr и неблагоприятным соотношением Ca и Mg.

Авторы выражают глубокую благодарность К. Н. Игошиной за ботаническую консультацию и предоставление образцов для анализа, а также Т. Ф. Боровик-Романовой (Институт геохимии и аналитической химии АН СССР) за проверку некоторых результатов наших анализов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (отв. ред.) (1964). Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. — Викторов С. В. (1955). Использование геоботанического метода при геологических и гидрологических исследованиях. — Виноградов А. П. (1949). Биогеохимические провинции. Тр. юбил. сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Докучаева. — Виноградов А. П. (1954). Поиски рудных месторождений по растениям и почвам. Тр. биогеохим. лабор. АН СССР, 10. — Виноградов А. П. (1957). Геохимия редких и рассеянных химических элементов в почвах. — Виноградов А. П. (1963). Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции. Геохимия, 3. — Виноградов Б. В. (1964). Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. — Грабовская Л. И. и Е. Л. Астрахан. (1963). Биогеохимические и геоботанические исследования при поисках редкометальных месторождений. — Заварицкий А. Н. (1937). Перидотитовые массивы Полярного Урала и окружающие их породы. В кн.: Петрография Урала, I. — Заварицкий А. Н. (1955). Изверженные горные породы. — Игошина К. Н. (1966). Флора и растительность на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из). Бот. журн., 3. — Ковальский В. В. (1963). Геохимическая экология и ее эволюционное значение. Изв. АН СССР, сер. биолог., 6. — Ковальский В. В. и Н. С. Петрунина. (1964). Геохимическая экология и эволюционная изменчивость растений. ДАН СССР, 159, 5. — Малюга Д. П. (1946). К геохимии рассеянных никеля и кобальта в биосфере. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 8. — Малюга Д. П. (1954). Опыт применения биогеохимического метода поисков рудных месторождений на Южном Урале. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 10. — Малюга Д. П. (1963). Биогеохимический метод поисков рудных ископаемых. — Малюга Д. П. и Н. С. Петрунина. (1961). Биогеохимические исследования в Тувинской автономной области. Геохимия, 3. — Несветайлова Н. Г. (1955). Геоботанические исследования при поисках рудных месторождений. В сб.: Геоботан. методы при геолог. исследованиях. — Парибок Т. А. и Г. Н. Кузнецова. (1964). Поступление микроэлементов и реутилизация цинка в растениях томата в условиях цинковой недостаточности. Агрохимия, 3. — Поликарпочкин В. В. и Р. Т. Поликарпочкина. (1964). Биогеохимические поиски полезных ископаемых. — Сирин Н. А. (1962). Магматизм Приполярного и Полярного Урала. — Сторожева М. М. (1954). Тератологические явления у анемоны *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях никелевого рудного поля. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 10. — Ткалич С. М. (1952). Ботанические

методы геологических исследований. Бот. журн., 37, 5. — Т к а л и ч С. М. (1959). Практическое руководство по биогеохимическому методу поисков рудных месторождений. — B i r r e l l K. S. a. A. C. S. W r i g h t. (1945). A serpentine soil in New Caledonia. New Zeal. Journ. Sci. Techn., 27 A : 72—76. — B i r r e l l K. S., F. T. S e e l y e a. L. J. G r a n g e. (1939). Chromium in soils of Western Samoa and Niue Island. New Zeal. Journ. Sci. Techn., sec. A, 21 : 91—95. — C r o o k e W. M. (1955). Further aspects of relationship between nickel toxicity and iron supply. Ann. Appl. Biol., 43 : 465—476. — C r o o k e W. M. (1956). Effect of soil reaction on uptake of nickel from serpentine soil. Soil Sci., 81 : 269—276. — C r o o k e W. M., J. G. H u n t e r a. O. V e r g n a n o. (1954). The relation between nickel toxicity and iron supply. Ann. Appl. Biol., 41 : 311—324. — C r o o k e W. M. a. R. H. E. I n k s o n. (1955). The relation between nickel toxicity and major nutrient supply. Plant and Soil, 6 : 1—15. — E r k a m a J. (1947). Über die Rolle von Kupfer und Mangan im Leben der höheren Pflanzen. Ann. Acad. Scie. Fenn., ser. A, 2, 25 : 5—105. — G o r d o n A. a. C. B. L i p m a n. (1926). Why are serpentine and other magnesium soils infertile? Soil Sci., 22, 4 : 291—302. — H u n t e r J. G. (1954). Nickel toxicity in a southern Rhodesian soil. South Afr. Journ. Sci., 51, 5 : 133—135. — H u n t e r J. G. a. O. V e r g n a n o. (1952). Nickel toxicity in plants. Ann. Appl. Biol. 39, 2 : 279—284. — J o h n s o n C. M., G. A. P e a r s o n a. P. R. S t o u t. (1952). Plant and soil factors concerned with molybdenum deficiency in crop plants. Plant and Soil, 4, 2 : 178—196. — K r a u s e W. (1958). Pflanzendecke und Standort auf Serpentin. Handbuch Pflanzenphysiol., 4 : 755—789. — K r e t s c h m e r L. (1931). Die Pflanzengesellschaften auf Serpentin im Gurhofgraben bei Melk. Verhandl. Zool. Bot. Gesellsch. Wien, 80, 3—4 : 163—208. — K r u c k e b e r g A. R. (1954). The ecology of serpentine soils, 3. Plant species in relation to serpentine soils. Ecology, 35, 2 : 267—274. — L i s a n t i E. L. (1952). Contributo allo studio delle morfosiche si discontrano sui serpentini (possibilita di chemiomorfosi). Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S., 49 : 349—360. — L o u n a m a a J. (1956). Trace elements in plants growing wild on different rocks in Finland. Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo», 29, 4 : 1—196. — M i n g u z z i e. O. V e r g n a n o. (1953). Il contenuto di elementi inorganici delle piante della formazione ofiolitica dell'Impruneta (Firenze). Nuovo Giorn. Bot. Ital., 60, 1—2 : 287—319. — M i t c h e l l R. L. (1945). Cobalt and nickel in soils and plant. Soil Sci., 60, 1 : 63—70. — M i t c h e l l R. L. (1955). Trace elements. In: Chemistry of the soil : 253—285. — N ě m e c A. (1951a). Příspěvek k otázce krněni borovice na degradované hadcové půdě. Lesnická Práce, 30, 2 : 214—237. — N ě m e c A. (1951б). Studie hadcové lesni půdě se zřetelem k jejimu obsahu chromu a resorbci chromu krnicim porostem borovice. Sbornik Ceskoslov. Akad. Zemědelsk. Ved., 24, 5 : 395—404. — N ě m e c A. (1954). Krněni a nezdar lesnich kultur na hadcových půdach jižnich čech následkem intoxikace niklem, kobaltem a chromem. Práce vyzkumných ústavů lesnickych ČSR, 6 : 5—54. — N ě m e c A. (1957). Vliv povahy půdy a hnojeni moučkami hornin na resorbci chromu lesnimi kulturami. Sbornik Českoslov. Akad. Zemědělsk. Ved., Lesnictvi, 3 (30), 11 : 795—812. — N o v a k F. A. (1928). Quelgues remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques. Preslia, 6 : 42—71. — R a n k a m a K. (1941). On the use of the trace elements in some problems of practical geology. Bull. Commis. Geolog. Finn., 126 : 90—106. — R o b i n s o n W. O., G. E d g i n g t o n a. H. G. B y e r s. (1935). Chemical studies of infertile soils derived from rocks high in magnesium and generally high in chromium and nickel. U. S. Departm. Agric., Techn. Bull., 471 : 1—28. — R u n e O. (1953). Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden. Acta Phytogeogr. Suecica, 31 : 5—139. — S a r o s i e k J. (1958). Zawartość chromu a karlowatość *Senecio viscosus* L. Acta Soc. Bot. Polon., 27 : 1—19. — V e r g n a n o O. (1953). L'azione fisiologica del nichel sulle piante di un terreno serpentinoso. Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S., 60 : 109—183. — V e r g n a n o O. (1958). Il contenuto di elementi inorganici delle piante della formazione ofiolitica dell'Impruneta (Firenze). 2. Ni, Cr e Co nel dinamismo nutritivo delle piante serpentinicole. Nuovo Giron. Bot. Ital., N. S., 65 : 133—162. — V e r g n a n o O. (1959). Metabolismo minerale di piante coltivate su terreni agrari d'origine ofiolitica nei Monti Rognosi (Alta Val Tiberina). Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S., 66 : 100—150. — V l a m i s J. (1949). Growth of lettuce and barley as influenced by degree of calcium saturation of soil. Soil Sci., 67, 6 : 453—466. — V l a m i s J. a. H. J e n n y. (1948). Calcium deficiency in serpentine soils as revealed by absorbent technique. Science, 107, 2786 : 549. — W a l e n c z a k Z. (1955). Metody biogeochemiczne w badaniu zawartości niklu u serpentynitach dolnoslaskich. Archiwum Mineral., 18, 2 : 303—317. — W a l k e r R. B. (1948). Molybdenum deficiency in serpentine barren soils. Science, 108, 2809 : 473—474. — W a l k e r R. B. (1954). The ecology of serpentine soils. 2. Factors affecting plant growth on serpentine soils. Ecology, 35, 2 : 259—266. — W a l k e r R. B., H. M. W a l k e r a. P. R. A s h w o r t h. (1955). Calcium-magnesium nutrition with special reference to serpentine soils. Plant Physiology, 30, 3 : 214—221. — W h i t t a k e r R. H. (1954). The ecology of serpentine soils. 1. Introduction. Ecology, 35, 2 : 258—288.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE CONTENT OF SOME CHEMICAL ELEMENTS IN THE WILD PLANTS OF THE POLAR URALS AS RELATED TO THE PROBLEM OF THE «SERPENTINE VEGETATION»

By T. A. Paribok and N. V. Alexeyeva-Popova

SUMMARY

The object of these studies was the content of Ca, Mg, K, Fe, Mn, Cu, Ni, Cr, Co, Sr, Ba, Mo, Pb and Sn in hyperbasic rocks and metamorphic green schists in the Polar Urals and its comparison with the content of these elements in 25 species of plants growing on the outcrops of these rocks.

Distinct differences in the content of these elements between different life forms of plants have been observed. Thus, in dwarf shrubs the manganese content was observed to be extremely high. Copper, calcium, magnesium and nickel content is also high in these plants.

Herbage plants contain smaller amounts of certain elements as compared to other plants. Lichens differ conspicuously from other plants with respect to the content of trace elements. Thus, the content of iron, nickel, choromium, cobalt, lead and tin in the ash of lichens is extraordinarily high.

All the plants growing on the outcrops of hyperbasic rocks, irrespective of their life form and systematic position, contain large quantities of Ni, Cr, Mg and small quantities of calcium. Thus the mean value of the ratio Ca: Mg for a number of different species is as low as 0.4. Plants growing on metamorphic schists contain much more Ca, Ba, Sr and Mn than those growing on hyperbasic rocks. The average ratio Ca : Mg for different species attains 1.9.

It is assumed that the high Ni and Cr content and the unfavourable balance between Ca and Mg in the hyperbasic rocks of the Polar Urals are the prevailing factors contributing to the development of the peculiar serpentine vegetation, sparse and poor in its species composition.

УДК 582 : 001.4 51

Ю. Л. Меницкий

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ОЦЕНОК СХОДСТВА В СИСТЕМАТИКЕ

(Получено 22 VI 1965)

Для количественного выражения степени сходства двух совокупностей (популяций, видов) нами была предпринята попытка применения информационного количества J (1, 2), называемого средней дивергенцией, выражающего степень различия двух многомерных распределений вероятностей. При гипотезе нормальности J (1, 2) выражается через два характеристических параметра $\mathbf{M}$ и Σ (вектор среднего значения и ковариационная матрица), оценки которых базируются на данных полученных при измерении индивидуумов, выборочно взятых из соответствующих совокупностей.

Понятие о дивергенции основано на определении дискриминантной информации, определение и свойства которой будут, как нам кажется, интересными для биологов, поэтому мы остановимся на них подробно. Изложение материала приводится по Кэлбеку (Kullback, 1959), кроме того, используются некоторые соображения, высказанные Рао (Rao, 1952).

Кэлбек (l. c.) рассматривает вероятностные пространства[1] ($\mathscr{X}$, $\mathscr{Y}$, μ_i) $i=1, 2$, т. е. основное множество элементов $x \in \mathscr{X}$, (достоверное событие)

[1] Множество есть совокупность произвольных элементов. Каждое множество состоит из элементов некоторого фиксированного непустого множества Ω, которое будем называть пространством. Класс есть множество множеств ($\mathscr{A}$, $\mathscr{B}$, $\mathscr{C}$). Класс всех множеств из Ω есть пространство множеств в Ω и обозначается как $S(\Omega)$. Множество или класс называется конечным или счетным, если его элементы могут быть поставлены во взаимно-однозначное соответствие с элементами множества (1,2,. . ., n) или элементами множества всех положительных целых чисел (1, 2 . . ., ∞). Класс $\mathscr{C}$ называется замкнутым относительно одной операции, если множества, полученные из множеств класса $\mathscr{C}$ с помощью этой операции, также входят в $\mathscr{C}$. Класс всех множеств пространства Ω замкнут относительно любой операции. Полем (алгеброй) называют непустой класс, замкнутый относительно всех конечных операций. σ-полем (σ-алгеброй) называется непустой класс, замкнутый относительно всех счетных операций. Пространство Ω, в котором выбрано фиксированное σ-поле $\mathscr{A}$, называется измеримым пространством, а множества из $\mathscr{A}$ называются измеримыми множествами. Функция множества φ определена на непустом классе множеств $\mathscr{C}$ в пространстве Ω, если каждому множеству $A \in \mathscr{C}$ однозначно поставлено в соответствие конечное или бесконечное число $\varphi(A)$, называемое значением функции на множестве A. Если значения φ конечны, то говорят, что φ конечна. Если каждое множество в $\mathscr{C}$ является счетным объединением таких множеств из $\mathscr{C}$, для которых φ конечна, то φ называют σ-конечной. Функция называется аддитивной, если $\varphi(\Sigma Aj)=\Sigma\varphi(Aj)$, либо для каждого счетного, либо только для конечного класса непересекающихся множеств. В первом случае φ называют счетно-аддитивной или σ-аддитивной, во втором — конечно-аддитивной. Неотрицательная аддитивная функция множеств называется объемом или мерой в зависимости от того, будет ли она конечно-аддитивной или σ-аддитивной. Мера, определенная на σ-поле $\mathscr{A}$, является неотрицательной и σ-аддитивной функцией, определяется тремя свойствами:

I. $\mu(\Sigma Aj)=\Sigma\mu(Aj)$ для каждого счетного класса непересекающихся множеств.
II. $\mu(A) \geqslant 0$
III. $\mu(\varnothing)=0$, где $\varnothing$ — пустое множество.

и класс $\mathscr{Y}$ всех возможных событий, составленных из элементов выборочного вероятностного пространства $\mathscr{X}$, для которого была определена вероятность (probability measure). $\mathscr{Y}$ есть σ-алгебра, борелевское поле или аддитивный класс измеримых подмножеств из $\mathscr{X}$. Пара ($\mathscr{X}$, $\mathscr{Y}$), т. е. комбинация выборочного вероятностного пространства $\mathscr{X}$ и σ-алгебры $\mathscr{Y}$ подмножеств из $\mathscr{X}$ называется измеримым пространством. Для статистика элементами $\mathscr{X}$ могут быть возможные выборки из одномерной нормальной популяции, $\mathscr{Y}$ может быть классом борелевских множеств из R^n, n-мерного Эвклидова пространства (если мы имеем дело с выборками из n-независимых наблюдений) и μ_1, μ_2 могут определять вероятности различных выборок для различных значений параметров популяций. Предполагается, что меры μ_1 и μ_2 абсолютно непрерывны по отношению друг к другу, т. е. не существует события $E \in \mathscr{Y}$, для которого $\mu_1(E)=0$ и $\mu_2(E)\neq 0$; $\mu_2(E)=0$ и $\mu_1(E)\neq 0$. Пусть λ будет вероятностной мерой, такой, что $\lambda\equiv\mu_1$ или $\lambda\equiv\mu_2$ или $\lambda\equiv(\mu_1+\mu_2)/2$.

Вероятность множества $E \in \mathscr{Y}$ можно выразить через обобщенную плотность вероятности $f_i(x)$ (производная Радон-Никодима)

$$\mu_i(E)=\int_E f_i(x)\,d\lambda(x), \quad i=1,\ 2; \quad [\lambda] \qquad (1)$$

для всех $E \in \mathscr{Y}$. Символ $[\lambda]$ означает, что утверждение справедливо, за исключением множества E, для которого выполняется $E \in \mathscr{Y}$ и $\lambda(E)=0$.

Если H_i, $i=1, 2$ является гипотезой, согласно которой X принадлежит статистической популяции с распределением вероятностей μ_i, то в соответствии с теоремами условной вероятности имеем равенство

$$P(H_i \mid x)=\frac{P(H_i)\,f_i(x)}{P(H_1)\,f_1(x)+P(H_2)\,f_2(x)}, \quad [\lambda] \qquad (2)$$

из которого получим

$$\log\frac{f_1(x)}{f_2(x)}=\log\frac{P(H_1 \mid x)}{P(H_2 \mid x)}-\log\frac{P(H_1)}{P(H_2)}, \quad [\lambda] \qquad (3)$$

где $P(H_i)$, $i=1, 2$ — априорная вероятность H_i и $P(H_i \mid x)$ условная вероятность H_i при $x=X$ (логарифмы везде по основанию e). Правая часть (3) является мерой различия между логарифмами отношений вероятностей после наблюдения $X=x$ и до наблюдения. Эта разность может рассматриваться как дискриминантная информация, даваемая наблюдением $X=x$ в пользу H_1 против H_2 или как «вес» доказатель-

Пространство с мерой (Ω, $\mathscr{A}$, μ) образуется пространством Ω, σ-полем $\mathscr{A}$ измеримых множеств в этом пространстве и мерой μ, определенной на этом σ-поле. Мера, определенная на классе, включающем все пространство, называется нормированной мерой или вероятностью, если ее значение для всего пространства равно 1. Множество $R=(-\infty, +\infty)$ всех конечных чисел есть вещественная прямая, минимальное σ-поле, порожденное классом всех интервалов, есть борелевское поле $\mathscr{B}$ на R, элементами $\mathscr{B}$ являются борелевские множества на R, а измеримое пространство называется борелевской прямой. Вероятностное пространство (Ω, $\mathscr{A}$, P) представляет собой тройку, состоящую из достоверного события (-все пространство), σ-поля $\mathscr{A}$ событий и вероятности P на $\mathscr{A}$. Случайная величина X есть такая функция, отображающая Ω в $R=(-\infty, +\infty)$, что прообразы всех борелевских множеств в R являются событиями Пусть X представляет собой случайную величину. определенную на вероятностном из $\mathscr{A}$ пространстве (Ω, $\mathscr{A}$, P). Неотрицательная функция множеств $P_x(S)=P(X \in S)$, $S \in \mathscr{B}$, определенная на борелевском поле $\mathscr{B}$ на R, называется распределением вероятностей или просто распределением X. Для $P_x(S)$ имеют место следующие свойства: $P_x(R)=1$; $P_x(\Sigma S_j)=\Sigma P_x(S_j)$; $S_j \in \mathscr{B}$. Поэтому P_x есть вероятность, определенная на $\mathscr{B}$. Таким образом, случайная величина X порождает в пространстве значений новое вероятностное пространство (R, $\mathscr{B}$, P_x), называемое вероятностным пространством, индуцированным X в пространстве значений, или просто выборочным вероятностным пространством (Лоэв, 1962).

ства за H_1, даваемый наблюдением x. Средняя дискриминантая информация в пользу H_1 против H_2, даваемая $x \in E \in \mathscr{Y}$ для μ_1:

$$I(1:2,\ E) = \frac{1}{\mu_1(E)} \int\limits_E \log \frac{f_1(x)}{f_2(x)}\, d\mu_1(x) =$$

$$= \frac{1}{\mu_1(E)} \int\limits_E f_1(x) \log \frac{f_1(x)}{f_2(x)}\, d\lambda(x), \text{ если } \mu_1(E) > 0$$

$$= 0, \qquad \text{если } \mu_1(E) = 0. \qquad (4)$$

Если E будет всем выборочным вероятностным пространством $\mathscr{X}$, то средняя дискриминатная информация в пользу H_1 против H_2 на одно наблюдение из μ_1 выразится:

$$I(1:2) = \int f_1(x) \log \frac{f_1(x)}{f_2(x)}\, d\lambda(x) = \int \log \frac{P(H_1 \mid x)}{P(H_2 \mid x)}\, d\mu_1(x) - \log \frac{P(H_1)}{P(H_2)}. \qquad (5)$$

$I(1:2)$ можно также называть информацией в μ_1 относительно μ_2. Соответственно можно определить

$$\mathrm{I}(2:1) = \int f_2(x) \log \frac{f_2(x)}{f_1(x)}\, d\lambda(x) \qquad (6)$$

как среднюю дискриминантную информацию на одно наблюдение из M_2 в пользу H_2 против H_1 или $-I(2:1) = \int f_2(x) \log \frac{f_1(x)}{f_2(x)}\, d\lambda(x)$ как среднюю дискриминантную информацию на одно наблюдение из M_2 в пользу H_1 против H_2. Дивергенция определяется как сумма

$$J(1,\ 2) = I(1:2) + I(2:1) = \int [f_1(x) - f_2(x)] \log \frac{f_1(x)}{f_2(x)}\, d\lambda(x). \qquad (7)$$

$J(1,\ 2)$ является мерой расхождения (дивергенцией) между гипотезами H_1 и H_2 или между μ_1 и μ_2. Дивергенция, так же как и информация, обладает некоторыми важными свойствами — аддитивностью для независимых событий и инвариантностью при преобразовании переменных.

Плотность распределения вероятностей для многомерной нормальной популяции выражается:

$$f_1(x_1,\ x_2, \ldots x_k) = \frac{1}{|2\pi \Sigma|^{1/2}} \exp\left(-\frac{1}{2} (\mathbf{x} - \boldsymbol{\mu}_i)' \Sigma^{-1} (\mathbf{x} - \boldsymbol{\mu}_i)\right),$$

откуда для средней дивергенции получим:

$$J(1,\ 2) = \int (f_1(x_1, \ldots, x_k) - f_2(x_1, \ldots, x_k)) \log \frac{f_1(x_1, \ldots, x_k)}{f_2(x_1, \ldots, x_k)}\, dx_1, \ldots, dx_k =$$
$$= \frac{1}{2}\, tr\, (\Sigma_1 - \Sigma_2)(\Sigma_2^{-1} - \Sigma_1^{-1}) + \frac{1}{2}\, tr\, (\Sigma_1^{-1} + \Sigma_2^{-1})(\boldsymbol{\mu}_1 - \boldsymbol{\mu}_2)(\boldsymbol{\mu}_1 - \boldsymbol{\mu}_2)'. \qquad (8)$$

В случае равенства ковариационных матриц $\Sigma_1 = \Sigma_2 = \Sigma$ (8) становится:

$$J(1,\ 2;\ \boldsymbol{\mu}) = tr\, \Sigma^{-1} (\boldsymbol{\mu}_1 - \boldsymbol{\mu}_2)(\boldsymbol{\mu}_1 - \boldsymbol{\mu}_2)' = (\boldsymbol{\mu}_1 - \boldsymbol{\mu}_2)' \Sigma^{-1} (\boldsymbol{\mu}_1 - \boldsymbol{\mu}_2) = D^2. \qquad (9)$$

D^2 — расстояние Махаланобиса. В случае равенства популяционных средних векторов $\boldsymbol{\mu}_1 = \boldsymbol{\mu}_2$ (8) становится равной

$$J(1,\ 2;\ \Sigma) = \frac{1}{2}\, tr\, (\Sigma_1 - \Sigma_2)(\Sigma_2^{-1} - \Sigma_1^{-1}). \qquad (10)$$

Итак, общее значение средней дивергенции выражается в сумме двух компонент: одного, обязанного различию популяционных средних векторов, другого — ковариационных матриц; они могут характеризоваться как различия по размерам и форме.

Каждую многомерную нормальную популяцию можно представить как эллипсоид в R^n (n-мерном Эвклидовом пространстве) с постоянными плотностями вероятностей на поверхностях $(\mathbf{x} - \boldsymbol{\mu})' \Sigma^{-1} (\mathbf{x} - \boldsymbol{\mu}) = c$. Положение центра эллипсоида определяется точкой — вектором среднего значения, форма — корреляционной матрицей, а масштабы — дисперсиями соответствующих компонент вектора среднего значения.

В том случае, если популяционные ковариационные матрицы отличаются только значениями коэффициентов корреляции, выражение (10) превращается в $J(1,\ 2;\ \mathbf{P}) = \frac{1}{2}\, tr\, (\mathbf{P}_1 - \mathbf{P}_2)(\mathbf{P}_2^{-1} - \mathbf{P}_1^{-1})$, так как $\Sigma_1 = \mathbf{D}_\sigma \mathbf{P}_1 \mathbf{D}_\sigma$; $\Sigma_2 = \mathbf{D}_\sigma \mathbf{P}_2 \mathbf{D}_\sigma$, где $\mathbf{D}_\sigma = \begin{pmatrix} \sigma_1, & \ldots, & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0, & \ldots, & \sigma_k \end{pmatrix}$ — диагональная матрица средних квадратичных отклонений.

Как известно (см.: Андерсон, 1963), выборочные оценки вектора среднего значения и ковариационной матрицы, полученные по методу максимального правдоподобия, даются следующими формулами:

$$\bar{\mathbf{x}} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} \mathbf{x}_i = \begin{pmatrix} \frac{1}{n} \sum\limits_{i=1}^{n} x_{1i} \\ \vdots \\ \frac{1}{n} \sum\limits_{i=1}^{n} x_{ki} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \bar{x}_1 \\ \vdots \\ \bar{x}_k \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{S} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{n} (\mathbf{x}_i - \bar{\mathbf{x}})(\mathbf{x}_i - \bar{\mathbf{x}})', \text{ где } N = n - 1.$$

Для проверки существенности отклонения от нуля выборочной оценки средней дивергенции можно проверить гипотезы (1) о равенстве векторов среднего значения двух популяций и (2) о равенстве ковариационных матриц. В случае справедливости этих гипотез можно считать, что при выбранном уровне значимости соответствующие компоненты выборочной дивергенции принимают значения, отличные от нуля, благодаря случайностями выборок.

(1). Проверка гипотезы о равенстве векторов среднего значения при справедливости гипотезы $\Sigma_1 = \Sigma_2 = \Sigma$.

Рассмотрим общий случай. Имеется r независимых выборок — соответственно из n_i $(i = 1, 2, \ldots, r)$ независимых наблюдений — из многомерных нормальных популяций с общей ковариационной матрицей Σ. Нулевая гипотеза H_2 определяет равенство векторов среднего значения, H_1-гипотеза определяет различие некоторых векторов. Предположим, $\mathbf{d}_i = \bar{\mathbf{x}}_i - \bar{\mathbf{x}}$, где $\bar{\mathbf{x}}_i$ — оценка вектора среднего значения i-той выборки, $\bar{\mathbf{x}}$ — оценка вектора среднего значения для совокупности r выборок. Таблица дисперсионного анализа в этом случае примет следующий вид:

Дисперсия, обязанная изменчивости	Обобщенная сумма квадратов	Число степеней свободы
Между популяциями	$\mathrm{n}_1 \mathbf{d}_1 \mathbf{d}_1' + \ldots + \mathrm{n}_r \mathbf{d}_r \mathbf{d}_r' = \mathbf{S}^*$	$\mathrm{r} - 1$
Внутри популяций	$\mathrm{N}_1 \mathbf{S}_1 + \ldots + \mathrm{N}_r \mathbf{S}_r = \mathrm{N}\mathbf{S}$	$\mathrm{n} - \mathrm{r}$

где $N_i = n_i - 1$, $N_1 + \ldots + N_r = N$.

Статистика $\hat{J}(H_1,\ H_2) = tr\, \mathbf{S}^{-1}\mathbf{S}^*$ асимптотически распределена как χ^2 с $k(r-1)$ степенями свободы. $\mathbf{S}^*$ — увеличенная в $(r-1)$ раз несмещенная оценка межпопуляционной ковариационной матрицы. В случае двух популяций статистика $\hat{J}(H_1,\ H_2)$ принимает вид

$$\hat{J}(H_1,\ H_2) = tr\, \mathbf{S}^{-1}\mathbf{S}^* = \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} (\bar{\mathbf{x}}_1 - \bar{\mathbf{x}}_2)' \mathbf{S}^{-1} (\bar{\mathbf{x}}_1 - \bar{\mathbf{x}}_2) = \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} D^2 = T^2$$

(обобщенная T^2 статистика Хоттелинга). Для случая двух популяций

$$\mathbf{S}^* = \frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2} (\bar{\mathbf{x}}_1 - \bar{\mathbf{x}}_2)(\bar{\mathbf{x}}_1 - \bar{\mathbf{x}}_2)',$$

так как вектор $\bar{\mathbf{x}}_i$ распределен $N\left(\mu_i, \frac{1}{n}\sum\right)$, а вектор $\bar{\mathbf{x}}_1 - \bar{\mathbf{x}}_2$ в случае справедливости нулевой гипотезы — $N\left(0, \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)\sum\right)$: поэтому $\sqrt{\frac{n_1 n_2}{n_1 + n_2}} (\bar{\mathbf{x}}_1 - \bar{\mathbf{x}}_2)$ распределен $N(0, \sum)$.

Практически для проверки гипотезы о равенстве векторов среднего значения двух популяций при равных ковариационных матрицах можно пользоваться формулой: $\frac{(n_1 + n_2 - k - 1) n_1 n_2}{k (n_1 + n_2 - 2)(n_1 + n_2)} D^2 = F$, где F — распределение Фишера, отношение дисперсий с k и $n_1 + n_2 - k - 1$ степенями свободы.

(2). Проверка гипотезы о равенстве ковариационных матриц. Пусть имеется r независимых выборок по $n_1, n_2, \ldots, n_r$ наблюдений из k-мерной нормальной популяции. Для популяционных ковариационных матриц имеем две гипотезы:

$$H_1: \Sigma_1, \ \Sigma_2, \ \ldots, \ \Sigma_r$$
$$H_2: \Sigma_1 = \Sigma_2 = \ldots = \Sigma_r = \Sigma.$$

Статистика $2\hat{I}(H_1 : H_2) = \sum_{i=1}^{r} N_i \log \frac{|\mathbf{S}|}{|\mathbf{S}_i|}$, где $N_i = n_i - 1$, $N_1 \mathbf{S}_1 + \ldots + N_r \mathbf{S}_r = N\mathbf{S}$ и $N_1 + \ldots + N_r = N$ при верности нулевой гипотезы H_2 асимптотически распределена как χ^2 с $\frac{(r-1)k(k+1)}{2}$ степенями свободы. Лучшее приближение дает B-распределение Фишера (нецентральное χ^2), где $B^2 = 2\hat{I}(H_1 : H_2)$ с $(r-1)k(k+1)/2$ степенями свободы, а

$$\beta^2 = \frac{2k^3 + 3k^2 - k}{12} \left(\sum_{i=1}^{r} \frac{1}{N_i} - \frac{1}{N} \right).$$

Для числа степеней свободы больше 7 (последнее табличное значение, вычисленное Фишером) статистика $2\hat{\mathbf{I}}(H_1 : H_2)[1 - 2\beta^2/(r-1)k(k+1)]$ может рассматриваться как χ^2 с $(r-1)k(k+1)/2$ степенями свободы. Гипотеза H_2 является пересечением двух гипотез:

$$H_3: \mathbf{P}_1 = \ldots = \mathbf{P}_r = \mathbf{P}$$
$$H_4: \mathbf{D}_{1\sigma^2} = \ldots = \mathbf{D}_{r\sigma^2} = \mathbf{D}_{\sigma^2},$$

так как для генеральной совокупности $\Sigma = \mathbf{D}_\sigma \mathbf{P} \mathbf{D}_\sigma$.

Для выборочной совокупности несмещенная оценка ковариационной матрицы $\mathbf{S}_i = \mathbf{D}_{is} \mathbf{R}_i \mathbf{D}_{is}$ и усредненная (pooled) ковариационная матрица по всем r совокупностям $\mathbf{S} = \mathbf{D}_s \mathbf{R} \mathbf{D}_s$. В этом случае статистику $2\hat{\mathbf{I}}(H_1 : H_2)$ можно представить в виде суммы двух компонент:

$$2\hat{\mathbf{I}}(\mathbf{H}_1 : \mathbf{H}_2) = \sum_{i=1}^{r} N_i \log \frac{|\mathbf{D}_s||\mathbf{R}||\mathbf{D}_s|}{|\mathbf{D}_{is}||\mathbf{R}_i||\mathbf{D}_{is}|} = \sum_{i=1}^{r} N_i \log \frac{|\mathbf{R}|}{|\mathbf{R}_i|} +$$

$$+ \sum_{i=1}^{r} N_i \log \frac{s_{11} \cdot \ldots \cdot s_{kk}}{s_{i11} \cdot \ldots \cdot s_{ikk}} = 2\hat{\mathbf{I}}(H_1 : H_3) + 2\hat{\mathbf{I}}(H_1 : H_4).$$

Ниже приводятся значения β^2 и число степеней свободы для проверки соответствующих гипотез.

Компоненты $\hat{\mathbf{I}}$	Информация	Число степеней свободы	β^2
$2\hat{\mathbf{I}}(H_1 : H_4)$	$\sum_{i=1}^{r} Ni \log \frac{S_{11} \cdot \ldots \cdot S_{кк}}{S_{i11} \cdot \ldots \cdot S_{iкк}}$	$(r-1)k$	$\frac{k}{3} \left(\sum_{i=1}^{r} \frac{1}{Ni} - \frac{1}{N} \right)$
$2\hat{\mathbf{I}}(H_1 : H_3)$	$\sum_{i=1}^{r} Ni \log \frac{|\mathbf{R}|}{|\mathbf{R}i|}$	$\frac{(r-1)k(k-1)}{2}$	$\frac{k(k-1)(2k+5)}{12} \left(\sum_{i=1}^{r} \frac{1}{Ni} - \frac{1}{N} \right)$

Анализ математического аппарата, примененного для оценки различий многомерных статистических популяций по характеристическим параметрам распределений вероятностей μ и Σ показывает, что компоненты дивергенции указывают соответственно выраженное в терминах информационных количеств различие векторов среднего значения, которое в случае близости ковариационных матриц приблизительно соответствует расстоянию Махаланобиса и превращается в него при $\Sigma_1 = \Sigma_2$, и различие корреляционной и дисперсионной структуры популяций. На основании собственных измерений и расчетов мы пришли к заключению, что для видовой систематики компонент, соответствующий при близких ковариационных матрицах расстоянию $\mathbf{D}^2$ (в дальнейшем мы будем просто называть его $\mathbf{D}^2$), концентрирует в себе основную часть информации о различии популяций, т. е. является наиболее результативным компонентом дивергенции, и, кроме того, легко геометрически интерпретируемым. $\mathbf{D}^2$ и связанные с ним дискриминантные функции, а также методы компонентного анализа применялись в таксономии и антропологии рядом исследователей (Fisher, 1936; Rao, 1952; Blackith, 1960; Любищев, 1962; Barraclough a. Blackith, 1962); кроме того, аналогичные статистики с некоторыми специализациями широко использовались со времен Гейнке (Heincke, 1898) (см. обзор Sokal a. Sneath, 1963). Статистика $\mathbf{D}^2$, как нам кажется, является весьма важной для изучения эволюции вида, так как она непосредственно измеряет межгрупповую изменчивость с учетом размаха внутригрупповой изменчивости, и учитывает все корреляции, существующие между признаками, которые используются для анализа. $\mathbf{D}^2$ удовлетворяет двум основным аксиомам расстояния, определенным для метрики в топологическом пространстве (Rao, 1952): (1) расстояние между двумя группами $\geqslant 0$. (2), неравенству треугольника (сумма расстояний группы от двух других групп не меньше, чем расстояние между двумя другими группами). $\mathbf{D}^2$ геометрически интерпретируется как расстояние между двумя точками в R^n, n-мерном Эвклидовом пространстве, с координатными осями, расположенными под углами $\cos^{-1} \mathrm{r}$ ($=\arccos \mathrm{r}$) друг к другу, где r — соответственный коэффициент корреляции между двумя признаками. Для трехмерного случая R^3 — реальное пространство с координатными осями, расположенными под углами $\cos^{-1} \mathrm{r}_{1,2}$; $\cos^{-1} \mathrm{r}_{1,3}$; $\cos^{-1} \mathrm{r}_{2,3}$; координаты точки (которая соответствует среднему значению изучаемой популяции) даются вектором

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \alpha_3 \end{pmatrix}, \text{ где } \alpha_1 = \frac{\bar{x}_1}{\sigma_1}; \ \alpha_2 = \frac{\bar{x}_2}{\sigma_2}; \ \alpha_3 = \frac{\bar{x}_3}{\sigma_3};$$

$\bar{x}_к$ — среднее значение k-того признака, $\sigma_к$ — среднее квадратическое отклонение k-того признака.

Случайные величины (или признаки для систематика) при межгрупповых сравнениях получают различную оценку («вес»), т. е. дают различные по величине компоненты в оценку общего различия популяций; значимость, или дискриминантная ценность признака, приблизительно совпадает с интуитивной его оценкой систематиком. При вычислении $\mathbf{D}^2$ переменные величины нормируются — выражаются в единицах σ — среднего

квадратического отклонения, иными словами «вес» их обратно пропорционален степени их изменчивости, при этом стабильные признаки приобретают больший «вес». Это особенно наглядно видно в специализированной форме D^2 (когда $R=I$, единичной матрице), т. е. в случае независимости признаков: $D^2=\sum_{i=1}^{k}(\alpha_{il}-\alpha_{ig})^2$, где k — число признаков, l и g — сравниваемые группы — популяции, виды и т. д. Нормирование, кроме того, дает возможность произвольного выбора единиц измерения (D^2 инвариантно при линейной трансформации переменных).

В большинстве случаев признаки организмов не являются независимыми, а группируются в «корреляционные плеяды», число которых по крайней мере среди таксономических признаков ограничено. Статистика D^2 учитывает все возможные корреляции между признаками. Например, при наличии сильной положительной корреляции между группой признаков (признаки одной плеяды), компоненты, которые они дают в общую оценку D^2, будут значительно меньше, чем компоненты, даваемые независимыми признаками (см. также Heslop-Harrisson, 1952). Таким образом, использование нескольких независимых признаков даст приблизительно такую же величину оценки D^2, как и большая группа положительно коррелированных признаков, что совпадает с обычной процедурой таксономической дискриминации, в которой используется небольшое число независимых признаков.

Рао (1952) считает, что D^2 должно удовлетворять некоторым эмпирическим требованиям, делающим ее ценной для изучения эволюции и биологической классификации.

1. Расстояние не должно уменьшаться при использовании дополнительных признаков. В случае отсутствия корреляции это требование очевидно выполняется, так как компоненты D^2 положительны.

2. Увеличение расстояния при добавлении некоторых признаков должно быть относительно малым, так что групповые объединения, полученные на основе выбранного первоначально ряда признаков, не должны нарушаться при использовании дополнительных признаков. Последнее требование, естественно, удовлетворяется в том случае, если первоначальный набор признаков охватил представителей (индикаторов, по Терентьеву. 1960) основных корреляционных плеяд, число которых, по-видимому, ограничено; использование других дополнительных признаков из плеяд действительно мало изменит D^2 ввиду их сильной зависимости от первых.

Однако наряду с ее достоинствами для количественного определения степени сходства совокупностей статистика D^2 имеет и некоторые недостатки. Во-первых, признаки, используемые для сравнения групп, должны быть переменными величинами и иметь количественное выражение. Во-вторых, для установления доверительных интервалов и проверки нулевых гипотез они должны иметь распределение вероятностей, близкое к нормальному. Однако нормальное распределение, на котором основано большинство статистических методов, или, вернее, достаточно хорошее приближение к нему в больших однородных выборках довольно широко распространено в органической природе; это, по-видимому, обязано многофакторной или полигенной обусловленности каждого фенотипического признака, а также многообразию факторов среды воздействующих на развивающийся организм, каждый из которых сам по себе имеет незначительный эффект. В случае отсутствия нормальности по ряду признаков возможна трансформация переменных ($\sqrt[3]{x}$, $\sqrt{x}$, $\ln x$ и некоторые тригонометрические преобразования, предложенные Р. А. Фишером), которая часто приводит к распределениям, близким к нормальным.

Второй компонент информационной дивергенции, обусловленный различием ковариационных матриц популяций, несомненно представляет большой интерес для исследователей, придающих большое эволюционное значение изменению корреляционных структур (Шмидт, 1963).

Тот факт, что в наших расчетах этот компонент (суммарное выражение в терминах информационных количеств различия дисперсионных и корреляционных матриц) оказался менее информативным и в некоторых случаях несущественным на 0.01 уровне, вовсе не свидетельствует в пользу отсутствия подобных сдвигов. Относительно небольшая величина этого компонента, по-видимому, обусловлена выбором небольшого числа преимущественно независимых признаков с целью скорейшей максимизации первого компонента, который легко интерпретировать графически. При ином выборе признаков (при включении нескольких признаков от каждой плеяды) этот компонент информационной дивергенции, возможно, стал бы более значительным при наличии межпопуляционных различий в корреляционных матрицах. Нам кажется, что значения второго компонента, судя по нашим данным, в большой степени обусловлены различием дисперсионных матриц, возникающим ввиду эмпирической зависимости дисперсий от средних величин. Анализ компонента дивергенции, обусловленного различием корреляционных матриц, — задача будущих исследований; необходимый математический аппарат приведен нами выше.

Возможность применения многомерных расстояний и аналогичных статистик в работах по классификации и изучению некоторых проблем эволюции встречает возражение со стороны авторов «числовой таксономии» (Sokal a. Sneath, 1963). Они считают, что попытки приложения этих методов к решению таксономических проблем не привели к значительным успехам по нескольким причинам:

1) эти методы были созданы в основном для дискриминации и классификации индивидуумов, принадлежащих к уже существующим таксонам, а не как методы создания таксонов;

2) выбирались главным образом те признаки, которые давали лучшую дискриминацию между таксонами, поэтому эти методы основаны на использовании сравнительно небольшого числа признаков; некоторые признаки выбирались на априорных основах, а их небольшое число вело к нестабильности результатов при повторениях работ с другими признаками;

3) трудоемкость методов вычисления D^2 требующих обращения матриц высоких порядков.

Первое возражение этих авторов скорее говорит в пользу применения порицаемых ими методов, чем свидетельствует об их недостатках. Статистики, аналогичные D^2, использовались главным образом для изучения низших таксонов — видов и внутривидовых единиц. Большинство исследователей, придерживающихся эволюционной теории, считает вид реальной дискретной единицей, объективно существующей в природе независимо от использования математических методов. Биометрическое изучение, по нашим представлениям, может дифференцировать внутривидовые группы, уточнить таксономический ранг сомнительных и переходных форм, оценить степень дивергенции между видами на основе биологического изучения вида как явления природы, но оно не создает вид (см. также Шмидт, 1963). Что касается второго возражения, то оно, по-видимому, затрагивает некоторые специализации статистики D^2, в частности те, которые не учитывают наличия корреляций между признаками (о понятии специализации см.: Докторов и Калинин, 1965).

В этом случае расстояние между совокупностями действительно будет возрастать неограниченно при увеличении числа используемых признаков и могут получиться несопоставимые результаты. Однако, как упоминалось выше, статистика D^2, впервые в таксономии использованная Фишером (Fisher, 1936), лишена подобного недостатка. Что касается незначительного числа используемых признаков, то выбор их небольшого числа обусловлен неравноценностью признаков — различием в степени стабильности и существованием корреляционной зависимости между ними. Фактически каждый дополнительно используемый признак, коррелированный с ранее выбранными, отчасти дублирует информацию, даваемую

последними, поэтому ценность такого признака для различения групп низка. Что касается выбора признаков, быстро максимизирующих D^2, то эта процедура, как указывалось выше, соответствует интуитивным представлениям систематика об их дискриминантной ценности. В действительности для практического разграничения видов и изучения степени их сходства вовсе не требуется 50—60 признаков, как это признается необходимым для создания искусственных «рабочих таксономических единиц» (ОТИ) Сокала и Снита (Sokal a. Sneath, 1963). В отношении трудности расчетов, связанных с вычислением D^2, отметим, что вычислительные машины типа БЭСМ-2 (см.: Базилевич и Базилевич, 1964) обращают матрицы, ранг которых превышает 40, что вполне достаточно для таксономических целей. Мы не будем обсуждать здесь остальных построений Сокала и Снита ввиду принципиальных различий филогенетической классификации, основанной на степени родства, и фенетической «повторимой» и «объективной» классификации, «независимой от филогенетических рассуждений» (см. также Thorne, 1963; Simpson, 1964).

Результаты вычисления дивергенции между популяциями видов некоторых кавказских дубов секции *Robur* приведены в табл. 1—7.

ТАБЛИЦА 1

Исследованные популяции кавказских дубов

Популяции	Число образцов	Вид	Место сбора
R 1	79	*Quercus hartwissiana* Stev.	Аджария, Грузинская ССР.
R 2	45	*Q. hartwissiana* Stev.	Краснодарский край.
R 3	98	*Q. imeretina* Stev.	Очамчири, Грузинская ССР.
R 4	70	*Q. pedunculiflora* C. Koch	Худат, Азербайджанская ССР.
R 5	153	*Q. imeretina* Stev.	Кутаиси, Грузинская ССР.
R 6	32	*Q. medwedewii* Sosn.	Теберда.
R 7	33	*Q. erucifolia* Stev.	Мцхета, Грузинская ССР.
R 8	39	*Q. longipes* Stev.	Сагореджо, Грузинская ССР.
R 9	152	*Q. longipes* Stev.	Акстафа, Азербайджанская ССР.
R 10	69	*Q. pedunculiflora* C. Koch	Кусары, Азербайджанская ССР.
R 12	43	*Q. longipes* Stev.	Таш-Булах, Азербайджанская ССР.
R 13	105	*Q. longipes* Stev.	Барда, Азербайджанская ССР.
R 14	81	*Q. pedunculiflora* C. Koch	Хачмаз, Азербайджанская ССР.
R 15	32	*Q. pedunculiflora* C. Koch	Куба, Азербайджанская ССР.
R 16	80	*Q. robur* L.	Джубга, Краснодарский край.
R 17	69	*Q. robur* L.	Ленинградская обл.
R 18	40	*Q. robur* L.	Краснодар.
R 19	54	*Q. robur* L.	Молдавская ССР, Каларашский р-н.

В районах, указанных в табл. 1, делались выборки из популяций соответствующих видов и впоследствии изучался гербарный материал. Проводилось измерение следующих вегетативных и генеративных органов: длина и ширина листа, глубина лопастей и ушек листа; длина черешка и плодоножки; тангенс угла, образованного первичной и вторичной жилкой в средней части листа; число вторичных, интеркалярных и третичных жилок, а также вычислялись некоторые отношения. Кроме того, дополнительно оценивался компонент дивергенции, обусловленный различием характера распределений вероятностей состояний качественного признака — характера расположения чешуй плюски желудя. В табл. 1 указаны виды и соответствующие места сборов. Табл. 2 содержит выборочные оценки векторов среднего значения для каждой популяции. Табл. 3 совмещает оценки ковариационных матриц (ввиду их симметрии в таблицу включены элементы, располагающиеся ниже главной диагонали и элементы самой главной диагонали) и их обращения (представлены аналогичным образом, их элементы в наших таблицах располагаются выше элементов главных диагоналей ковариационных матриц). Табл. 4 дает значения определите-

ТАБЛИЦА 2

Выборочные оценки векторов среднего значения

Признаки	Популяции																	
	R 1	R 2	R 3	R 4	R 5	R 6	R 7	R 8	R 9	R 10	R 12	R 13	R 14	R 15	R 16	R 17	R 18	R 19
x_1	1.608	1.614	1.809	1.473	1.708	1.709	1.564	1.643	1.533	1.510	1.523	1.494	1.391	1.492	1.675	1.712	1.699	1.529
x_2	83.52	75.51	55.82	75.51	62.00	47.16	70.03	74.10	73.40	70.71	86.14	78.11	98.16	69.94	62.16	65.42	62.58	73.11
x_3	9.456	8.878	6.321	5.714	6.737	4.797	5.670	5.974	6.276	5.754	7.174	6.252	5.778	5.891	5.387	5.587	5.938	5.509
x_4	3.418	3.633	7.750	8.407	8.345	7.156	7.106	5.654	7.868	9.138	7.326	8.700	9.006	8.813	7.669	8.464	8.950	8.324
x_5	0.856	0.870	1.699	2.153	1.815	2.105	2.371	1.711	1.941	2.044	1.696	2.103	1.992	1.948	2.182	1.786	1.979	2.175
x_6	1.278	1.236	1.123	1.696	1.215	1.193	1.570	1.480	1.610	1.535	1.581	1.655	1.732	1.500	1.201	1.233	1.385	1.531
x_7	1.301	1.791	1.869	1.829	1.933	2.428	0.606	0.387	1.561	1.899	1.316	1.617	3.079	1.956	2.225	1.026	2.158	1.693
x_8	4.778	5.049	4.131	3.533	3.955	4.097	3.394	3.303	3.603	3.532	3.128	3.215	2.627	3.706	3.612	3.593	3.948	3.411
x_9	20.43	18.33	3.918	6.143	3.079	4.328	8.758	10.56	10.49	5.754	9.826	11.72	7.136	6.750	3.725	5.565	4.225	6.889
x_{10}	0.368	0.379	0.325	0.391	0.361	0.385	0.362	0.376	0.378	0.369	0.370	0.358	0.398	0.372	0.380	0.326	0.362	0.374
x_{11}	34.57	34.57	31.60	33.00	—	35.35	—	—	35.59	39.74	—	37.38	38.91	—	—	—	44.77	39.02
$\sigma^2_{x_{11}}$	144.8	144.8	124.*0	157.0	—	82.23	—	—	163.3	338.8	—	281.3	316.1	—	—	—	—	198.6

Примечание. Нижний ряд — дисперсия признака x_{11}. Этот признак при вычислении дивергенции был опущен ввиду неполноты данных. Максимальное значение компонента дивергенции, обусловленного различием популяций по величине этого признака, невелико (для R 3 и R 19, R 3 и R 10 0.33).

ТАБЛИЦА 3

Ковариационные матрицы (ниже главной диагонали) и их обращение (выше главной диагонали)

R 1, R 2

93.664	0.8167	−5.1369	−1.6077	−7.8144	13.391	1.1261	6.0372	−0.2211	18.351
0.0250	**0.0200**	−0.0985	−0.0422	−0.1538	−0.2694	−0.0023	0.1571	−0.0133	1.2530
−1.1533	**213.56**	**1.1331**	0.3341	2.4083	0.8127	0.0652	−0.7361	0.0775	−5.6741
0.0293	7.0626	**2.0792**	**1.3089**	0.3844	1.3366	0.0646	−0.2899	0.0297	−2.5907
0.0077	0.6460	−0.2320	**0.8723**	**33.394**	8.5378	0.6495	−1.4962	−0.0492	−32.779
0.0025	−0.3563	−0.1250	0.0185	**0.0427**	**42.085**	0.9079	−1.8629	0.5166	−94.591
−0.0171	1.0071	0.0608	−0.0410	−0.0126	**0.0598**	**0.4878**	−0.0507	−0.0058	−4.0087
−0.0535	0.6996	−0.2745	−0.0884	−0.0159	0.0030	**2.4081**	**2.6393**	−0.0794	11.299
0.0119	−6.7184	−0.0365	−0.0097	0.0066	−0.0187	0.0019	**0.7348**	**0.0385**	−1.4046
−0.1295	23.884	−2.5586	0.4041	0.3878	−0.4197	1.5221	−0.5680	**43.946**	**543.74**
−0.0016	−0.0162	−0.0015	−0.0054	0.0007	0.0077	0.0181	−0.0049	0.0115	**0.0035**

R 3

43.117	0.4475	−4.8412	−1.5547	−2.1925	16.156	−0.4243	2.2650	0.7470	−31.923
0.0491	**0.0212**	−0.0660	−0.0204	−0.0114	−0.0257	−0.1021	0.1058	−0.0104	−0.0925
−0.7056	**129.76**	**1.7788**	0.1039	0.8341	−3.2900	−0.3431	−0.5104	−0.1103	6.476
0.0672	3.7607	**1.1095**	**0.3365**	−0.1322	−0.6712	0.0040	−0.0177	−0.1068	1.7422
0.1365	5.1392	0.3054	**4.1044**	**4.0876**	0.2025	−0.2056	−0.0717	−0.1526	−6.3508
0.0151	−0.0823	−0.1599	0.1952	**0.3087**	**37.579**	2.5835	0.1653	0.2645	−70.150
−0.0135	0.5394	0.0470	0.0193	−0.0039	**0.0556**	**2.3018**	0.1778	−0.1417	−4.0590
0.0027	6.2747	0.2795	0.3433	0.0291	−0.0167	**0.8178**	**3.3284**	0.0309	3.4920
0.0012	−3.5438	−0.0105	−0.2098	−0.0359	−0.0124	−0.2059	**0.4318**	**0.8343**	−0.0310
−0.0189	4.4178	0.1760	0.6031	0.0536	0.0071	0.3140	−0.1274	**1.4366**	**339.75**
0.0000	0.0926	−0.0052	0.0013	0.0091	0.0092	0.0039	−0.0097	0.0006	**0.0053**

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

R 5

57.779	0.7028	−3.3449	−0.8966	−1.7668	13.285	−0.5999	3.1570	−0.1504	−39.391
0.0406	**0.0229**	−0.0696	−0.0136	0.0176	−0.0173	−0.0381	0.1782	−0.0042	−0.3544
−1.6387	**178.38**	**1.2291**	−0.1306	1.2659	−1.2540	0.1377	−0.3834	−0.0891	3.4468
0.0016	5.8675	**1.4766**	**0.3758**	−0.8571	−0.5908	−0.0164	−0.0397	−0.0867	1.2547
0.0426	4.7019	0.5799	**3.8120**	**11.509**	3.2888	−0.5215	0.6286	0.2093	−2.6596
0.0147	−0.7909	−0.1622	0.2119	**0.1366**	**27.614**	0.5477	0.1824	−0.0569	−52.333
−0.0218	1.6675	0.1159	0.0669	−0.0326	**0.0801**	**1.6979**	0.1142	−0.0324	−0.4551
−0.0138	2.7622	−0.0545	0.1779	0.0548	−0.0081	**0.6835**	**3.4450**	−0.0319	−1.6140
0.0470	−6.9549	−0.1028	−0.2167	−0.0148	−0.0450	−0.1658	**0.6006**	**0.7712**	−0.2022
−0.0003	2.0596	0.3156	0.4759	−0.0348	0.0412	0.0325	−0.0474	**1.4109**	**293.45**
−0.0003	0.1641	0.0063	0.0016	−0.0026	0.0112	0.0006	−0.0051	0.0045	**0.0054**

R 4, R 10, R 14, R 15

98.637	0.7899	−5.3628	−0.9701	−0.4939	8.3031	1.0125	1.2851	−2.1246	−15.481
0.0272	**0.0157**	−0.0441	−0.0128	0.0504	0.0093	−0.0198	0.1227	−0.0272	−0.0535
−1.5861	**220.30**	**1.8486**	−0.0709	1.4506	−0.7384	0.0337	−0.0155	0.2009	2.9908
0.0299	1.4194	**0.8365**	**0.2931**	−0.5521	−0.2521	0.0389	0.0418	0.0095	0.9129
0.0235	2.8089	0.1459	**4.2180**	**7.9430**	0.9236	−0.2453	0.3258	0.2689	−5.5487
0.0047	−1.4666	−0.1597	0.2461	**0.1915**	**8.8728**	0.2826	−0.5680	0.0621	−25.688
−0.0241	1.2875	0.0223	0.0606	−0.0127	**0.2184**	**1.0573**	−0.0295	0.0082	−1.2275
−0.0520	4.7080	−0.0933	−0.0982	0.0195	0.0154	**1.0982**	**3.7554**	−0.0851	0.6086
0.0391	−6.1890	−0.0385	−0.1603	0.0204	−0.0061	−0.1265	**0.4501**	**0.3206**	−0.4189
0.0351	6.5750	−0.1059	−0.0859	−0.1476	−0.0632	0.0479	−0.1309	**4.0840**	**184.76**
−0.0024	0.0955	−0.0138	−0.0049	0.0050	0.0277	0.0095	0.0000	0.0038	**0.0096**

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

R 7, R 8

73.870	0.5922	−6.270	−1.9514	−2.8856	20.168	3.6043	2.0251	−0.8880	−40.930
0.0346	**0.0142**	−0.0778	−0.0170	0.0442	0.0303	0.0225	0.0690	−0.0121	−0.2104
−1.2306	**162.64**	**1.8532**	0.1456	0.8707	−2.3595	−0.3970	−0.5837	0.1439	2.9854
0.0235	3.6561	**0.9830**	**0.5434**	−0.7060	−1.0275	−0.1237	−0.1886	0.0138	1.4184
0.0543	0.0111	−0.0311	**2.5851**	**8.3007**	−1.8880	−0.2577	1.0212	0.0652	−0.8861
0.0130	−0.9812	−0.1120	0.2712	**0.1782**	**23.032**	1.6762	0.7178	−0.2480	−43.545
−0.0201	1.7453	0.0652	0.1245	0.0191	**0.1129**	**1.0920**	−0.1883	−0.0669	−3.3556
−0.0353	−0.3036	0.1043	0.0579	−0.0149	−0.0469	**1.1997**	**2.5048**	−0.0785	0.7349
0.0144	−2.6550	0.1305	0.0051	−0.0702	−0.0525	0.1839	**0.5542**	**0.1207**	−0.1706
0.0390	5.4569	−0.2800	0.3138	−0.0032	0.1222	0.2747	0.0599	**9.9286**	**222.64**
0.0001	0.2242	0.0080	0.0205	0.0057	0.0180	−0.0001	−0.0112	0.0495	**0.0081**

R 9, R 12, R 13

56.365	0.2577	−2.9128	−0.2637	−5.4247	5.8578	1.7637	−0.0194	−0.3818	−11.513
0.0286	**0.0115**	−0.0157	−0.0110	0.0442	−0.0066	−0.0105	0.0803	−0.0104	0.0458
−0.8642	**170.38**	**1.5523**	−0.0715	1.1642	−0.3780	−0.0643	0.0699	0.0272	1.6526
0.0235	1.2863	**0.7959**	**0.3305**	−0.7977	−0.3102	0.0099	0.1213	−0.0024	1.6244
0.0260	6.9440	0.0102	**5.0030**	**7.6694**	−0.3253	−0.2677	0.5458	−0.0075	−4.2994
0.0197	−0.5268	−0.1131	0.5456	**0.2298**	**8.2497**	0.4057	−0.0762	0.0096	−24.055
−0.0159	0.5563	−0.0085	0.1591	0.0249	**0.2039**	**0.8493**	0.1018	0.0066	−0.7508
−0.0584	4.0270	−0.0070	0.1277	0.0093	−0.0299	**1.3850**	**2.4376**	−0.0651	0.0616
0.0253	−5.7650	−0.0407	−0.5848	−0.0565	−0.0254	−0.2006	**0.6490**	**0.0993**	−0.0099
0.0375	10.099	−0.0280	0.5731	0.0428	−0.0273	−0.0196	−0.0693	**11.248**	**209.47**
−0.0003	−0.0791	−0.0087	−0.0088	0.0055	0.0216	−0.0032	0.0025	−0.0062	**0.0075**

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

R 16

67.830	0.7227	−3.3287	−0.4501	−6.8125	12.665	−4.5387	0.3948	−0.3291	3.0233
0.0269	**0.0346**	−0.1339	−0.0190	−0.0420	−0.0391	−0.1364	0.1333	−0.0213	0.2036
−0.5248	**74.264**	**1.7882**	−0.0667	0.8479	−0.1673	0.5413	−1.3003	−0.2998	−2.6609
−0.0211	3.7084	**1.3479**	**0.4822**	−0.1006	−0.1541	0.1590	0.1264	0.0329	1.0098
0.0048	2.0862	0.1648	**2.2465**	**8.0010**	1.4467	0.5406	1.2283	0.9413	−7.1005
0.0254	−0.8432	−0.2477	0.0373	**0.2152**	**27.633**	−1.1041	−2.5335	0.8096	−57.984
−0.0207	0.3226	0.0830	−0.0167	−0.0343	**0.0842**	**2.2684**	0.2287	0.0392	2.1630
0.0148	2.8199	−0.1129	−0.0619	0.0061	0.0113	**0.6885**	**3.6936**	0.5459	4.3041
−0.0100	−1.6451	0.4078	−0.1167	−0.1262	0.0834	−0.2044	**0.6067**	**1.0010**	−0.0055
−0.0110	3.7668	0.4180	0.0659	−0.1910	−0.0553	0.1209	−0.1839	**1.5184**	**352.44**
−0.0030	0.0226	0.0121	−0.0066	−0.0015	0.0129	−0.0059	0.0095	−0.0105	0.0050

R 17

75.876	0.5378	−7.5363	−0.0924	−12.276	12.899	2.9840	3.9561	−1.3503	−28.122
0.0246	**0.0247**	−0.0630	−0.0444	−0.0005	−0.1894	−0.0040	0.2368	**−0.0187**	−0.4468
−0.6127	**115.01**	**2.9653**	−0.0174	4.8385	−1.2103	−0.6555	−0.4277	0.1681	4.2585
0.0338	0.3894	**0.9262**	**0.5299**	−0.5189	−0.0778	−0.0475	−0.2896	0.0149	0.2966
−0.0456	7.6037	−0.1586	**2.5685**	**15.518**	−1.9826	−0.6587	1.2336	0.1813	−8.2630
0.0041	0.1032	−0.2773	0.1329	**0.1665**	**31.349**	1.8207	−2.9408	−0.0757	−42.159
−0.0133	0.7167	−0.0125	0.0799	0.0058	**0.0552**	**3.6375**	0.4040	−0.0423	−6.2357
−0.0093	1.1021	0.0609	0.0833	−0.0052	−0.0051	**0.3099**	**5.3136**	0.0281	−8.2844
−0.0004	−3.7925	0.0536	−0.1429	−0.0458	0.0238	−0.0523	**0.3930**	**0.3245**	1.1179
0.0489	3.7442	−0.1013	0.1164	0.0442	−0.0324	0.0233	−0.2723	**3.5729**	**312.78**
−0.0011	0.1042	−0.0149	0.0182	0.0079	0.0082	0.0037	0.0063	−0.0117	**0.0050**

R 19									
103.51	0.6568	—8.8925	—2.1647	—1.9895	20.280	—0.0510	3.5315	—2.5899	—68.493
0.0260	**0.0159**	—0.0761	—0.0115	—0.0415	0.0624	—0.0194	0.0954	—0.0214	—0.5084
—0.5648	**115.72**	**2.2852**	0.1627	1.8099	—1.0464	—0.0446	0.1183	0.3814	6.2882
0.0506	1.4518	**0.9952**	**0.3602**	—0.4828	—0.7457	—0.1841	—0.0829	0.0740	2.3366
0.0578	1.2086	—0.2295	**4.1713**	**10.491**	5.0499	—0.3209	0.7537	—0.2118	—18.921
0.0119	0.1442	—0.1972	0.2699	**0.1925**	**14.222**	—0.1644	0.9643	—0.6595	—41.767
—0.0322	1.0153	—0.0371	0.0943	—0.0452	**0.1905**	**1.0461**	—0.2016	0.1143	—1.4384
—0.0051	1.9537	—0.0462	0.9166	0.0903	0.0761	**1.2788**	**3.3670**	0.1102	—9.1825
—0.0088	—2.7258	—0.1388	0.0624	—0.0034	0.0225	0.0867	**0.4372**	**0.4313**	1.6511
0.0369	2.2956	—0.4706	—0.1897	0.1674	0.0394	—0.3442	—0.2346	**3.3459**	**281.37**
—0.0008	0.0971	—0.0262	0.0267	0.0109	0.0202	0.0245	0.0147	0.0133	**0.0081**

ТАБЛИЦА 4

Значения определителей выборочных ковариационных матриц популяций (|S|) и вероятности нулевых гипотез при проверке гомогенности некоторых групп ковариационных матриц (P)

Популяции	|S|	Объединенная матрица для популяций	|S|	P
R 1	$10^{-3}\cdot 0.4129$	R 1, R 2	$10^{-3}\cdot 0.3838$	>0.50[1]
R 2	$10^{-3}\cdot 0.1378$	R 3, R 5	$10^{-3}\cdot 0.1227$	<0.01
R 3	$10^{-4}\cdot 0.9315$	R 3, R 16	$10^{-4}\cdot 0.7950$	<0.01
R 4	$10^{-2}\cdot 0.1032$	R 4, R 10, R 14, R 15	$10^{-2}\cdot 0.1135$	≈ 0.05[1]
R 5	$10^{-4}\cdot 0.6984$	R 7, R 8	$10^{-2}\cdot 0.1306$	≈ 0.30[1]
R 6	$10^{-4}\cdot 0.1563$	R 7, R 8, R 9, R 12, R 13	$10^{-2}\cdot 0.7823$	<0.01
R 7	$10^{-3}\cdot 0.6236$	R 12, R 13	$10^{-2}\cdot 0.4159$	≈ 0.12[1]
R 8	$10^{-3}\cdot 0.3871$	R 9, R 12, R 13	$10^{-2}\cdot 0.8616$	≈ 0.04[1]
R 9	$10^{-1}\cdot 0.1062$	R 10, R 15	$10^{-3}\cdot 0.2529$	>0.50[1]
R 10	$10^{-3}\cdot 0.1090$	R 16, R 17	$10^{-4}\cdot 0.2787$	<0.01
R 12	$10^{-2}\cdot 0.1871$	R 19, R 17	$10^{-3}\cdot 0.1056$	<0.01
R 13	$10^{-2}\cdot 0.2818$	R 3, R 5, R 16, R 17, R 19	$10^{-3}\cdot 0.1751$	<0.01
R 14	$10^{-3}\cdot 0.1074$			
R 15	$10^{-3}\cdot 0.2766$			
R 16	$10^{-4}\cdot 0.1564$			
R 17	$10^{-5}\cdot 0.7526$			
R 19	$10^{-3}\cdot 0.3849$			

[1] Нулевая гипотеза принимается на 0.01 уровне существенности.

ТАБЛИЦА 5

Компоненты информационной дивергенции, обусловленные различием популяционных векторов среднего значения (выше), различием ковариационных матриц (ниже главной диагонали)
Каждая популяция обладает специфической ковариационной матрицей

Популяции	R 1	R 5	R 3	R 16	R 17	R 19	R 8	R 13	R 4
R 1	—	165.06	160.92	166.17	103.84	128.60	37.61	72.10	101.77
R 5	22.15	—	2.07	3.37	9.03	12.99	36.52	38.86	12.22
R 3	27.06	2.08	—	3.23	6.30	11.79	34.45	34.80	11.71
R 16	29.18	2.72	2.97	—	8.82	11.34	35.66	39.99	10.40
R 17	14.45	3.45	4.20	4.48	—	6.39	12.83	17.77	8.31
R 19	15.96	4.13	5.51	6.84	4.61	—	7.55	8.12	0.49
R 8	7.42	5.09	6.18	8.55	4.80	3.92	—	5.91	9.07
R 13	10.67	6.20	7.61	9.35	6.03	3.60	2.13	—	7.31
R 4	13.87	3.43	5.27	5.95	4.59	2.03	2.93	1.67	—

ТАБЛИЦА 6

Популяции	D^2 и D между популяциями, для которых справедлива нулевая гипотеза при проверке гомогенности ковариационных матриц		Популяции	$\sqrt{J(1,2;\mu)} \approx D$								
				R 1	R 5	R 3	R 16	R 17	R 19	R 8	R 13	R 4
R 1 — R 2	0.73	0.85	R 1	—	12.9	12.7	12.9	10.2	11.3	6.93	8.49	10.1
R 16 — R 18	2.44	1.56	R 5		—	1.44	1.84	3.00	3.61	6.04	6.23	3.50
R 16 — R 6	6.84	2.61	R 3			—	1.80	2.51	3.44	5.87	5.90	3.42
R 6 — R 18	8.25	2.87	R 16				—	2.97	3.37	5.97	6.32	3.22
R 8 — R 7	3.90	1.97	R 17					—	2.53	3.58	4.21	2.88
R 12 — R 13	2.99	1.73	R 19						—	2.75	2.85	0.70
R 9 — R 13	0.60	0.77	R 8							—	2.43	3.01
R 9 — R 12	2.48	1.58	R 13								—	2.70
R 4 — R 15	1.42	1.19	R 4									—
R 4 — R 10	0.79	0.89										
R 4 — R 14	3.87	1.97										
R 10 — R 15	0.66	0.81										
R 14 — R 15	6.30	2.51										
R 10 — R 14	4.85	2.20										

ТАБЛИЦА 7

Распределение вероятностей состояний качественного признака x_{12} для четырех видов и значение дивергенции $J(1,2) = (p_i - p_j)\log\frac{p_i}{p_j} + (q_i - q_j)\log\frac{q_i}{q_j}$; $i = 1, 2, \ldots, 4$; $j = 1, 2, \ldots, 4$, обусловленной различиями распределений вероятностей

Вид	Чешуи плюски обычные P	Чешуи плюски образуют концентрические ряды	*Q. peduncuIiflora*	*Q. longipes*	*Q. imeretina*	*Q. robur*
Quercus pedunculiflora . .	0.75	0.25	—	0.82	0.03	0.03
Q. longipes	0.33	0.67		—	0.53	0.53
Q. imeretina	0.67	0.33			—	0.00
Q. robur	0.68	0.32				—

лей популяционных ковариационных матриц и вероятности нулевых гипотез при проверке их гомогенности. Табл. 5 содержит результаты вычислений информационной дивергенции между популяциями с различными ковариационными матрицами (представлены два ее компонента). Левая половина табл. 6 служит непосредственным продолжением табл. 5 и представляет величины расстояний Махаланобиса между теми популяциями, для которых справедлива нулевая гипотеза (табл. 4). Правая половина дает значения, приблизительно соответствующие D. Табл. 7 содержит результаты вычисления дивергенции между видами, обусловленной различием распределений вероятностей состояний качественного признака x_{12}.

Все вычисления выполнялись на электронно-вычислительной машине БЭСМ-2 Вычислительного центра Ленинградского отделения математического института АН СССР; при этом мы пользовались стандартными программами обращения (СП-1004), умножения (СП-1164) и вычисления определителей (СП-1100) матриц, а также составленной нами программой вычисления оценок параметров многомерных нормальных распределений (векторов среднего значения, ковариационных матриц, а также матриц сумм квадратов произведений и корреляционных матриц).

Подробные выводы из результатов вычислений будут даны в специальной работе. Здесь мы ограничимся замечаниями общего характера.

Из табл. 5 и 6 видно, что значения дивергенции максимальны для популяций R 1 и R 2 (соответствующие *Q. hartwissiana* Stev.) в отношении ко всем остальным видам. Общеизвестно, что дуб Гартвиса является хорошо обособленным видом, реликтом третичной умеренно субтропической флоры, сохранившимся в рефугиумах Малой Азии и влажных районах Западного Закавказья. Поразительно мала межпопуляционная изменчивость этого вида J (1, 2; Σ) не существенно, $P_0 > 0.5$ для нулевой гипотезы; J (1, 2; μ) =0.73, что подтверждает его древний реликтовый характер. При этом необходимо заметить, что изучавшиеся популяции произрастают в несколько различных экологических условиях (Южный Аджаристан—Краснодарский край).

В отношении остальных видов можно сказать, что во многих случаях межвидовые различия почти равны или немногим больше различий между крайними популяциями внутри видов, что заставляет усомниться в видовом статусе некоторых из них. Действительно, ряд ботаников, изучавших виды этой секции в природе (Я. С. Медведев, П. Д. Ярошенко, Д. И. Красильников), отрицали их видовую самостоятельность, объединяя их в один политипический вид *Q. robur* L.

Таким образом, результаты наших вычислений согласуются с представлением исследователей, хорошо знакомых с изменчивостью природных реальных популяций полиморфных и политипических видов этой сложной группы.

ЛИТЕРАТУРА

Андерсон Т. (1963). Введение в многомерный статистический анализ. — Базилевич В. Л. и Л. В. Базилевич. (1964). Система команд и программирование для БЭСМ-2. — Докторов Б. З. и О. М. Калинин. (1965). О дискриминантных функциях. Диссерт. ЛГУ. — Лоэв М. (1962). Теория вероятностей. — (Любищев А. А.) Lubischew A. A. (1962). On the use of discriminant functions in taxonomy Biometrics, 18 (4). — Любищев А. А. (1963). О количественной оценке сходства. В сб.: Применение математических методов в биологии, I. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: Применение математических методов в биологии, I. — Шмидт В. М. (1963). Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки *Odontites* (*Scrophulariaceae*). В сб.: Применение математических методов в биологии, II. — Barraclough R. a. R. Blackith. (1962). Morphometric relations in genus *Ditylenchus*. Nematologica, 8. — Blackith R. (1960). A synthesis of multivariate techniques to distinguish pattern of growth in grasshoppers. Biometrics, 16. — Fisher R. A. (1936). The use of multiple measurements in taxonomic problems. Ann. Eugenics, 7. — Heincke F. (1898). Die Naturgeschichte des Herings. Deutsch. Seefischerei Verein. Ber. — Heslop-Harrison J. (1952). Statistical methods in plant taxonomy. Taxon, 1 (5). — Kullback S. (1959). Information theory and statistics. — Rao C. R. (1952). Advanced statistical methods in biometric research. — Simpson G. G. (1964). Numerical taxonomy and biological classification. Science, 144. — Sokal R. R. a. P. H. Sneath. (1963). Principles of numerical taxonomy. — Thorne R. F. (1963). Some problems and guiding principles of angiosperm phylogeny. Amer. Naturalist, 97.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE USE OF THE QUANTITATIVE ESTIMATES OF RESEMBLANCE IN TAXONOMY

By J. L. Menitzky

SUMMARY

For the quantitative expression of the resemblance amongst taxa an attempt was done to use the «quantity of information» $J_{(1,2)}$ called the «average divergence» and expressing the measure of the difference between the probability distributions of variables (the characters of the taxa). For the case of the multivariate normal distribution the mean divergence is expressed as follows:

$$J_{(1,2)} = \int [f_1(x_1, \ldots, x_k) - f_2(x_1, \ldots, x_k)] \log \frac{f_1(x_1, \ldots, x_k)}{f_2(x_1, \ldots, x_k)} dx_1, \ldots, dx_k =$$
$$= \frac{1}{2} tr(\Sigma_1 - \Sigma_2)(\Sigma_2^{-1} - \Sigma_1^{-1}) + \frac{1}{2} tr(\Sigma_1^{-1} + \Sigma_2^{-1})(\mu_1 - \mu_2)(\mu_1 - \mu_2)',$$

where $\Sigma_{1,2}$ are the covariance matrices, and $M_{1,2}$ are the vectors of means. The right side of this equality is the quantitative expression of the difference in the probability distribution between the general entities, to be compared, due to the differences in the vectors of means, while the left side is the quantitative expression of the difference between these general entities resulting from the differences between the covariance matrices.

The calculation of sample estimates of the average divergence between the populations of some Caucasian species of oak belonging to the subsection *Robur* (*Quercus robur* L., *Q. pedunculiflora* C. Koch, *Q. erucifolia* Stev., *Q. longipes* Stev., *Q. imeretina* Stev., *Q. medwedewii* D. Sosn.) shows that it is the last component of the right side of the above equality that contains the major part of the quantity of information expressing the difference in the probability distributions of sample variables, i. e. the populations differ mainly with respect to the vectors of means. This component corresponds approximately to the Mahalanobis distance, D^2, and becomes equal to the latter when the covariance matrices of the populations, to be compared, are equal to one another. It is assumed that the differences in the sample estimates of the covariance matrices are due to the deviations from the normal type of distribution and also to the considerable dependence of the estimates of variances on the values of means.

The properties of the Mahalanobis distance and of its specializations, rendering it applicable to the needs of biological classification, are discussed in the article.

УДК 581.45 581.44 : 581.14/581.844 : 582.772

Е. А. Кондратьева-Мельвиль

ВЛИЯНИЕ ЛИСТА И ПОЧКИ НА РАЗВИТИЕ СТРУКТУРЫ СТЕБЛЯ У ОДНОЛЕТНЕГО СЕЯНЦА КЛЕНА *ACER PLATANOIDES* L.

С 3 рисунками

(Получено 14 V 1965)

В последнее время в результате многих исследований накопился большой материал о дифференциации тканей в верхушке побега в связи с заложением в ней листьев. Но наши знания о влиянии дальнейшего роста листьев и почек на структуру стебля продолжают оставаться неполными.

Изучение развития листьев разных ярусов у сеянцев древесных растений (Кондратьева-Мельвиль, 1965) показало, что они различаются не только своим внешним видом, но и характером развития их зачатков, длительностью периодов внутрипочечного и внепочечного развития, продолжительностью роста и жизни. Их морфологические различия и биологические особенности связаны с изменениями объема и деятельности верхушечной меристемы почки в ходе онтогенеза растения, которые в свою очередь коррелируют с ростом других частей побега и корневой системы.

Для решения поставленных вопросов было прослежено развитие структуры стебля у однолетнего сеянца клена *Acer platanoides* L.

Как показали наши наблюдения (Кондратьева-Мельвиль, 1965), стебель однолетнего сеянца клена *Acer platanoides* L. к концу вегетационного сезона несет 6—8 пар листьев. Первая пара листьев, заложившаяся еще у зародыша, имеет сравнительно крупную, широко-яйцевидную пластинку. Их рост по выходе из почки продолжается 3—4 недели. Листья второй пары, а иногда и третьей — мелкие, часто чешуевидные и быстро опадают. Эти листья возникают при прорастании. Последующие листья образуются в почке сеянца. Из них первые две пары — крупные, пальчатолопастные, продолжительность их роста по выходе из почки около 5 недель. Верхние листья также пальчатолопастные, но значительно мельче предшествующих, и продолжительность их роста вдвое меньше.

Рост побега не является непрерывным процессом. После выхода из почки первой пары листьев ее рост задерживается почти на месяц, пока удлиняется эпикотиль, разрастаются первая пара листьев и корневая система. Рост побега после его возобновления продолжается немногим более месяца. Задолго до конца вегетационного периода верхушечная почка начинает развиваться как зимующая. В ней закладываются почечные чешуи, и она переходит в состояние покоя, несмотря на благоприятные для роста погодные условия. Пазушные почки возникают у всех листьев и семядолей, сразу формируясь как зимующие.

В данной работе мы изучали дифференциацию тканей в почке зародыша, проростка и сеянцев разного возраста, а также развитие структуры стебля от прорастания до конца вегетационного периода. При этом учитывали характер развития листьев и почек, заложившихся на разных этапах жизни сеянца, а также развитие корневой системы.

Прорастание крылаток клена начинается с выхода из околоплодника гипокотиля с зародышевым корешком. Растение остается в фазе проростка около месяца. Вначале гипокотиль растет быстрее корня и выносит наверх разрастающиеся, но еще свернутые, одетые околоплодником семядоли. Затем рост корня обгоняет рост гипокотиля; семядоли проростка освобождаются от околоплодника и распрямляются, оставаясь еще сложенными вместе. В это время в почке, кроме первой пары листьев, заложившихся у зародыша, есть еще две пары листовых зачатков, возникших при прорастании (таблица).

Семядоли начинают расходиться, когда наступает заметный рост почки; растение переходит в фазу сеянца. Они полностью расходятся при выходе из почки первой пары листьев, за которым следует удлинение эпикотиля.

Почка еще у проростка развита и в анатомическом отношении. В ее оси отчетливо выделяются сердцевина, первичная кора и формирующиеся листовые следы (рис. 1).

Дифференциация верхушечной меристемы происходит уже на уровне самой верхней пары листовых зачатков. Меристема листового зачатка дифференцируется вскоре после его заложения. Вначале разрастаются и вакуолизируются клетки его наружной стороны, а затем внутренней. Между ними остаются мелкие, короткие клетки меристемы в виде тяжа, в котором формируется прокамбий, как продолжение прокамбия расположенных ниже листьев. В основании листовых зачатков меристематическая ткань имеет на поперечном сечении форму дуги (рис. 1, *а*). Чуть ниже, в узле супротивной пары листовых зачатков, эти дуги, смыкаясь, составляют меристематическое кольцо (точнее, цилиндр) ши-

Некоторые данные о развитии побега клена *Acer platanoides* L.

Месяц	Декада	Фаза развития	Верхушечная почка						Стебель	
			количество пар листьев (указаны в порядке их образования) в почке	пластохрон последней пары листьев (дни)	размеры конуса нарастания (μ)		количество клеток в основании оси почки		высота (см)	количество пар листьев (указаны в порядке их появления на стебле)
					высота	ширина	по ширине коры	в поперечнике сердцевины		
V	I	Проросток	I, II, III	15	25	150	5	13	-	—
		Сеянец								
V	II	семядоли расходятся	II, III	—	25	160	5	13	1	I
V	III	семядоли разошлись	II, III, IV	30	35	200	9	15	3	I
VI	I	семядоли желтеют	II, III, IV, V	6	40	225	9	15	5	I
VI	II	семядоли опали	IV, V, VI	6	50	250	11	18	6	I по III
VI	III	То же	V, VI, VII	7	50	275	12	22	10	I по IV
VII	I	» »	VI, VII, VIII	10	40	225	11	20	12	I по V
VIII	I	» »	почечные чешуи	—	35	180	7	16	13	I по VIII

риной в 4—5 клеток, разграничивающее в оси сердцевину и первичную кору (рис. 1, *а*, *б*, *в*).

Сердцевина является прямым продолжением стержневой зоны конуса нарастания. На расстоянии 60 μ от вершины конуса нарастания ее клетки мало отличаются от верхушечной меристемы, на расстоянии 150 μ они уже значительно крупнее и заметно вакуолизированы (рис. 1, *в*). На протяжении всех трех узлов почки клетки сердцевины делятся, поэтому в основании почки ее поперечник увеличивается в размерах и по числу клеток (рис. 1, *г*).

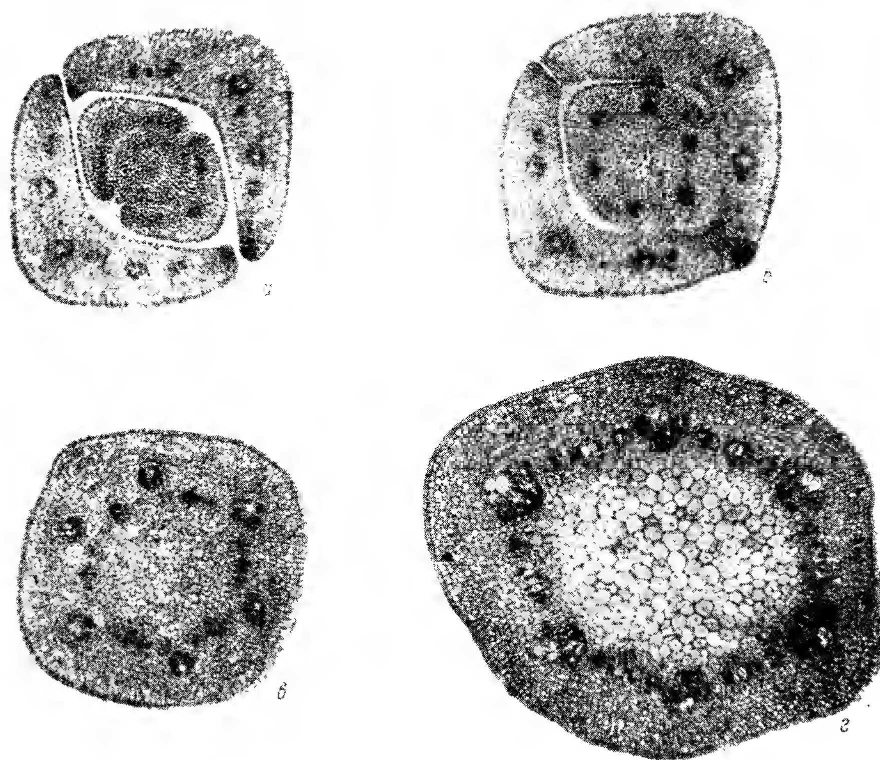


Рис. 1. Поперечные срезы через почку проростка *Acer platanoides* L.

а — срез на расстоянии 30 μ от вершины конуса нарастания; *б* — на расстоянии 75 μ; *в* — на расстоянии 150 μ; *г* — на расстоянии 60 μ.

Первичная кора в почке становится заметной в связи с вакуолизацией наружной стороны листовых зачатков. Она составлена их основаниями, что было замечено анатомами еще прошлого века. Ее клетки делятся, поэтому толща коры возрастает от узла к узлу в направлении к основанию почки.

Клетки меристематического кольца мельче и сильнее окрашиваются, чем клетки сердцевины и коры. В нем формируются листовые следы, степень дифференциации которых различная у разных по возрасту листовых зачатков. Следы второй и третьей пары листьев состоят из прокамбия и флоэмы в начальной фазе ее формирования. Они развиваются как ответвления прокамбия и флоэмы листовых следов ранее заложившихся листьев первой пары, которые, кроме флоэмы с формирующимися слизевыми ходами, содержат первичную ксилему; в них уже есть камбий.

Листовой след трехпучковый. В узле последней по времени заложения пары листьев в меристематическом кольце выделяются контуры 6 пучков (рис. 1, *а*, *б*). Узлом ниже их число удваивается. Клетки меристематического кольца между ними превращаются в паренхиму сердцевинных лучей.

Около месяца сеянец остается с одной парой листьев на стебле, так как видимый рост верхушечной почки прекращается. В ней не возникает новых листовых зачатков, а заложившиеся вначале прорастания вторая и третья пары листьев, слабо разрастаясь, не выходят из почки.

Пазушные почки закладываются еще у проростка вслед за заложением их кроющих листьев: у второго (сверху) листа уже есть зачаток пазушной почки, он становится заметным благодаря вакуолизации окружающих его клеток. Так же как у других древесных растений (Garrison, 1955), он возникает прямо из верхушечной меристемы и вскоре после заложения начинает формироваться, причем по типу зимующей почки. Когда у первой пары листьев пластинка достигает всего четвертой части своих окончательных размеров, их пазушные почки уже содержат по две пары зачатков почечных чешуй.

В начале удлинения эпикотиля в нем еще продолжается разрастание сердцевины и коры за счет увеличения размеров и количества составляющих их клеток. Деления клеток сердцевины и коры прекращаются вскоре после выхода из почки первой пары листьев. Частота делений больше в районе узла, поэтому ширина сердцевины и коры несколько уменьшается вниз по эпикотилю.

Развитие листового следа начинается еще в почке зародыша, и большая часть прокамбия дифференцируется во флоэму. Первичная ксилема дифференцируется при прорастании, но до окончания ее дифференциации появляется камбий, и вторичный рост происходит наряду с первичным. Камбий сперва откладывает флоэму. Начало появления вторичной ксилемы коррелирует с увеличением размеров листового зачатка. Ко времени развертывания листа объем ксилемы и флоэмы в его следе одинаковы. С дальнейшим ростом листа соотношение между приростом проводящих тканей меняется в сторону преобладания ксилемы. Джекобс и Морроу (Jacobs a. Morrow, 1957) объясняют это явление усилением синтеза ауксина по мере роста листа. Ксилема, отложенная камбием в период развития листа в почке и в первое время после выхода из нее, содержит большое количество сосудов, тогда как ксилема, отложенная при спаде роста листа, преимущественно состоит из волокнистых элементов и паренхимы.

Когда лист близок к своим окончательным размерам, в его следе, у элементов первичной флоэмы, утолщаются оболочки. Прекращение роста листа сопровождается превращением первичной флоэмы в механическую ткань и ее одревеснением, а также усилением одревеснения вторичной ксилемы, отложенной в это время. О. Н. Радкевич (1928) констатирует, что усиление склерофикации связано со снижением ассимиляции. Превращение луба в механическую ткань после его отмирания было выявлено у травянистых растений (Esau, 1953; Василевская, 1965, и др.) и у ряда древесных (Schneider, 1955; Beakbane, 1961; Кондратьева-Мельвиль, 1961).

В удлиняющемся вместе с ростом листа эпикотиле проводящая система имеет пучковое строение (рис. 2, *а*). Когда листья и эпикотиль близки к своим окончательным размерам, пучковое строение, еще сохраняясь в верхней части эпикотиля, ниже сменяется кольцевым (рис. 2, *б*). В толще ксилемы отчетливо выделяются контуры ксилемы листовых следов благодаря наличию ее выступов в сердцевину, содержащих большое количество сосудов. Эти выступы представляют собой ксилему листового следа, отложенную камбием в период внутрипочечного роста листа и в начале его роста после выхода из почки. Ксилема, находящаяся кнаружи от них (в толще проводящего цилиндра), выделяется сильным утолщением и одревеснением оболочек составляющих ее элементов и содержит мало сосудов. Она образовалась во время формирования пазушных почек, замедления роста листа и после его прекращения.

Отмиранию луба в листовых следах и в соответствующих им секторах проводящего цилиндра сопутствует возникновение пробкового камбия в субэпидермальном слое коры. Связь между образованием пробкового камбия и отмиранием луба в следах листьев, заканчивающих свой рост, была замечена и у других древесных растений (Козлова, 1953; Кондратьева-Мельвиль, 1961).

К концу первого месяца жизни сеянца его гипокотиль и единственное развитое междоузлие — эпикотиль тверды на ощупь и одеты многорядной пробкой. Проводящая система на всем протяжении оси представлена сплошными массивами вторичной флоэмы и сильно одревесневшей ксилемы. Большая часть луба по его наружной границе превратилась в механическую ткань. То же было обнаружено у сеянцев желтой акации, ясеня и дуба черешчатого. Таким образом, ряд структурных признаков, которые рассматриваются как характерные для древесных растений, проявляется в их онтогенезе очень рано. М. В. Сеняпинова-Корчагина (1949) придает большое значение наличию пробки как характерной черте древесных растений. Кольцевое строение проводящей системы и одревеснение, хотя и встречается у многих травянистых, но не на столь ранней фазе развития. Эти признаки прямо или косвенно связаны с длительным периодом внутрипочечного развития листьев, прекращением их роста, развитием пазушных почек по типу зимующих и остановкой роста верхушечной почки.

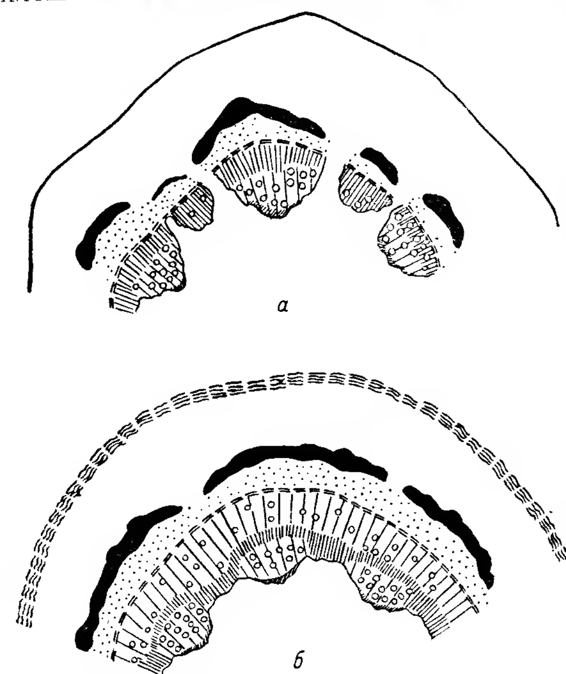


Рис. 2. Поперечный срез через эпикотиль.
а — срез в верхней части; *б* — срез в нижней части; *черным* показан одревесневший луб.

Когда верхушечная почка снова трогается в рост, из нее почти одновременно выходят листья второй и третьей пар, формирование которых протекало в условиях ее заторможенного роста. Для зачатков этих листьев характерны ранний переход во взрослое состояние составляющих их клеток, быстрое прекращение верхушечного роста и разрастание оснований, в силу чего они приобретают сходство с почечными чешуями. Их рост прекращается вскоре по выходе из почки. Обычно они оказываются мелкими или имеют неразвитую пластинку и рано опадают. Междоузлия под ними остаются укороченными, пазушные почки слаборазвитыми и часто вскоре отсыхают.

Физиологи считают, что во время остановки роста в растении происходят изменения, обусловливающие возможность его возобновления. Выяснено, в частности, что во время прекращения видимого роста почки в ее меристеме происходит накопление нуклеопротеидов, предшествующее усиленному росту тканей (Сабинин, 1957; Цельникер, 1950, 1963). В верхушке побега клена, возобновившего свой рост, усиление деятельности меристемы выражается в возрастании объема конуса нарастания и темпов органогенеза. Остальные, до пяти пар, листья, образующиеся в первый год жизни сеянца, закладываются примерно в течение месяца, т. е. величина пластохрона значительно сокращается (таблица). Из них первые две пары характеризуются наиболее длительным ростом вне почки, крупными размерами пальчатолопастной пластинки и развитыми междоузлиями.

Часть побега, выросшая после возобновления роста, отличается в анатомическом отношении от эпикотиля и гипокотиля, возраст которых соответственно на месяц и на полтора-два больше. Усиление темпов органогенеза в верхушечной почке, особенности развития листьев и большая олиственность этой части побега обусловливает некоторые отличия в развитии его структуры.

В оси верхушечной почки деления клеток сердцевины и коры происходят чаще, поэтому число клеток в их поперечнике больше по сравнению с нижними ярусами стебля (таблица). Наибольшее число клеток сердцевины оказывается в узлах пятой и шестой пар листьев, т. е. наиболее крупных и длительно растущих листьев побега. Прямая зависимость между развитием сердцевины и длительностью роста листьев была замечена при изучении формирования розетки у травянистого многолетника — маральего корня (Валиханов, 1964). Эти наблюдения не согласуются с мнением некоторых анатомов об исключительно каулинарном происхождении сердцевины, так как на ее развитие влияют и листья.

Развитие проводящей системы в почке усиливается и несколько ускоряется. В ряде случаев появление прокамбия в ее оси было обнаружено не в меристематическом кольце, а выше его, непосредственно в верхушечной меристеме, до образования на конусе нарастания соответствующего листового бугорка. То же отмечает Уайт (White, 1955) для почки *Acer pseudoplatanus*. Первичной ксилемы образуется еще меньше, чем в листовых следах первой пары листьев, так как прокамбий почти полностью дифференцируется во флоэму.

Уровень появления пучкового и межпучкового камбия в почке сеянца после возобновления его роста несколько выше, чем в почке сеянца с одной парой листьев. Камбий был обнаружен на расстоянии 300 μ от вершины конуса нарастания, а межпучковый камбий появляется на уровне от 0.5 до 3 мм в зависимости от характера возникающих листовых зачатков: он возникает выше, когда почка содержит зачатки более крупных листьев.

Появление межпучкового камбия на более близком расстоянии от вершины конуса нарастания влечет за собой более ранний переход к кольцевому строению проводящей системы, который осуществляется сразу под почкой (рис. 3, *а*).

В верхних, еще удлиняющихся междоузлиях развитие проводящей системы происходит под сильным, прямым воздействием растущих листьев. В проводящем цилиндре отчетливо выделяются листовые следы. Ксилема в них, образованная в период развития листа в почке и развертывания его после выхода из нее, отличается более слабым одревеснением паренхимы и большим количеством сосудов. Ее выступы в сердцевину составлены в основном вторичной ксилемой. Первичная ксилема представлена в них лишь небольшими группами древесной паренхимы, так как сосуды большей частью уже не сохраняются. Ксилема, расположенная снаружи от этих выступов, образованная в период спада роста листа, близка по своему характеру к поздней, так же как ксилема, отложенная межпучковым камбием. Она преимущественно состоит из сильно одревесневшей паренхимы и волокнистых элементов. Снижение деятельности камбия объясняется здесь не только изменением физиологического состояния листьев в связи с их возрастом, но и влиянием со стороны пазушных почек. Еще Иостом было замечено, что заложение пазушных почек вызывает замедление деятельности камбия в соответствующем узле и образование поздней древесины. Связь между образованием поздней древесины и развитием пазушных почек была подтверждена опытом с удалением у персика почек в разных фазах их развития (Megli, 1955). Удаление зачатков пазушных почек у яблони (Beakbane, 1961) сопровождалось уменьшением количества волокон и склереид во флоэме.

Вниз по стеблю, где рост междоузлий в длину прекращается в связи с замедлением роста листьев, в сплошных массивах проводящей ткани контуры листовых следов уже не различимы. Лишь на границе с сердцевиной продолжают сохраняться выступы в нее ксилемы листовых следов, образованной в период интенсивного роста листа.

Замедление и прекращение роста листьев также сопровождаются отмиранием и превращением в механическую ткань первичного луба, облитерацией прилегающего к нему вторичного луба, появлением фел-

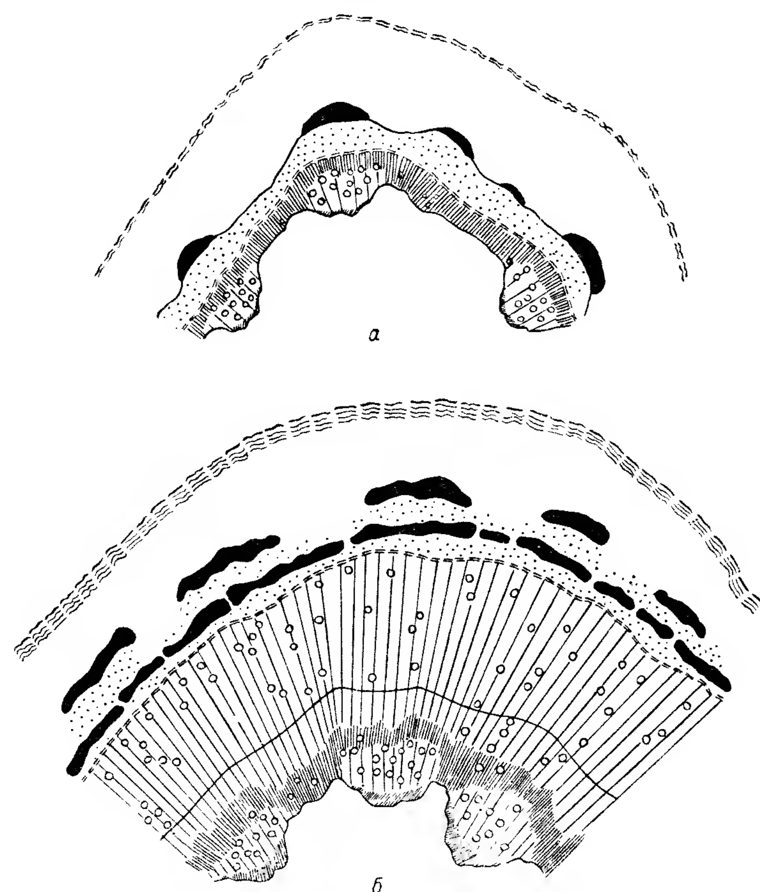


Рис. 3. Поперечный срез через стебель сеянца.

а — срез в верхнем междоузлии; *б* — срез в эпикотиле; *черным* показан одревесневший луб.

логена и развитием перидермы. Смена эпидермы перидермой происходит снизу вверх по мере прекращения роста листьев.

Нижняя часть стебля — эпикотиль и гипокотиль — резко отличается по своей структуре от части побега, выросшей после возобновления его роста (рис. 3, *б*). Толща вторичных проводящих тканей значительно шире, так как их возраст в два с лишним раза больше. Кроме того, деятельность камбия стимулируется ростом всего побега. Характерно при этом наличие второго слоя прироста в ксилеме, образование которого вызвано возобновлением роста побега. Обилием сосудов, равномерно распределяющихся на границе с камбием, этот слой резко отличается от широкого слоя поздней древесины, образовавшейся во время прекращения роста побега у сеянца с одной парой листьев. Возрастные изменения во вторичных тканях еще более подчеркивают древесный тип его структуры. Деятельный луб представлен всего лишь несколькими рядами клеток на границе с камбием. К нему прилегает одревесневший луб. Остальной,

ранее образованный вторичный луб сминается, и слизевые ходы в нем заполняются желтым жироподобным веществом. Перимедуллярная зона и ксилема, отложенная до возобновления роста побега, сильно одревесневают. Эти процессы, начинаясь в эпикотиле, позднее проявляются в следующих за ним междоузлиях, продвигаясь вверх от узла к узлу по мере прекращения роста листьев.

К концу второго периода роста побега в верхушечной почке вновь происходит своего рода истощение меристемы конуса нарастания. Его объем уменьшается, величина пластохрона опять увеличивается, а вновь заложившиеся зачатки развиваются в почечные чешуи уже в середине лета. К осени верхушечная почка содержит до трех пар почечных чешуй и две-три пары листовых зачатков, т. е. в ней заложились все листья побега будущего года. Все паренхимные ткани стебля в это время забиты крахмалом. Возможно, что снижение деятельности верхушечной меристемы связано с отмиранием в побеге значительной части луба. Особенно быстро оно происходит в следах верхних листьев, продолжительность роста которых короткая. Голодание верхушечной меристемы в опыте Каттер (Cutter, 1955) тоже сопровождалось уменьшением объема конуса нарастания и размеров листовых зачатков.

Некоторые особенности развития тканей в зимующей почке по сравнению с вегетирующей обусловлены особенностями развития почечных чешуй. Вскоре после возникновения зачатка почечной чешуи составляющие его клетки взрослеют: они разрастаются и сильно вакуолизируются. Так же как при формировании почечных чешуй у ореха (Шилова, 1963), верхушечный их рост рано прекращается, а основание расширяется. У клена в пазухах чешуй почки либо недоразвиваются, либо не закладываются. Рив (Reeve, 1943) объясняет деградацию почек в пазухах почечных чешуй ранней зрелостью тканей главной оси. С ранним прекращением роста почечных чешуй, очевидно, связано более раннее прекращение делений клеток сердцевины; ее поперечник резко сужается на уровне почечных чешуй (таблица). Прокамбий следов почечных чешуй почти полностью дифференцируется во флоэму, состоящую в основном из лубяной паренхимы. Образующийся вслед за нею камбий добавляет главным образом флоэму, но очень мало ксилемы. В связи с малой продолжительностью роста и жизни почечных чешуй в их следах относительно раньше, чем в листовых, луб превращается в механическую ткань и в коре появляется пробковый камбий.

После появления на стебле верхних пар мельчающих листьев прирост его в высоту замедляется, так как междоузлия между ними удлиняются слабо. Во время развития в верхушечной почке почечных чешуй рост стебля в высоту прекращается, но корневая система еще продолжает разрастаться. Продолжаются также развитие пазушных почек и вторичное утолщение в стебле, но при этом образуется древесина с малым количеством сосудов, сменяющаяся осенью широким слоем недифференцированных производных камбия. Бо́льшая часть луба превращается в одревесневшую механическую ткань. Так как продолжительность роста листьев верхних ярусов короче, чем средних, отмирание луба и его превращение в механическую ткань наступает раньше. Образование перидермы также происходит в сжатые сроки, и в середине лета стебель доверху одет многорядной пробкой.

Изучение побега в его развитии у однолетнего сеянца клена показало, что коррелятивные отношения между надземными и подземными частями растения и между органами побега определяют ритмичность и относительно небольшую продолжительность его роста. Задержка почти на месяц роста верхушечной почки при переходе растения в фазу сеянца связана с усилением роста главного корня и разрастанием листьев первой пары. После возобновления деятельности меристемы верхушечной почки активность длится немногим более месяца — в середине лета она переходит в состояние покоя; рост побега в длину прекращается, тогда как разрастание корневой системы и вторичное утолщение стебля еще про-

должается. Эти особенности формирования побега, а также образование на нем листовых форм, различных по своим размерам и биологическим свойствам, накладывают отпечаток на развитие его структуры.

Дифференциация тканей в верхушечной почке и их дальнейшее развитие протекают в тесной связи с заложением и ростом ее органов. Образование в ходе развития сеянца разных листовых форм обусловливает некоторые различия в характере развития тканей в его побеге. Следовательно, формирование структуры побега отражает характер деятельности верхушечной меристемы, которая в свою очередь определяется корреляциями в росте между органами растения в целом.

Первичная кора и сердцевина, дифференцируясь из верхушечной меристемы при возникновении листьев, зависят от них и в своем дальнейшем развитии. Деления их клеток происходят чаще и продолжаются дольше в узлах и соответствующих междоузлиях длительно растущих листьев, чем в междоузлиях ювенильных листьев и особенно почечных чешуй, которые становятся взрослыми еще в почке.

При развитии листового следа у всех листьев вначале образуется флоэма, причем в нее превращается большая часть прокамбия. Степень развития первичной ксилемы неодинакова у листьев, формирующихся на разных этапах развития сеянца. Ее относительно больше образуется в следах ювенильных листьев, чем у листьев срединной формации и особенно у почечных чешуй.

Камбий возникает еще в почке. Особенно рано он появляется в следах крупных листьев срединной формации. Вторичный рост в почке происходит наряду с продолжающимся развитием первичных тканей. Вначале камбий отделяет флоэму, затем ксилему, прирост которой по мере роста листа начинает преобладать над приростом флоэмы.

Проводящая система в почке представлена пучками листовых следов. Ранний вторичный рост в них и связанное с ним раннее появление межпучкового камбия приводит к кольцевому строению проводящей системы под верхушечной почкой.

В растущей части стебля продолжает проявляться прямое влияние листа и почек на развитие проводящей системы: в секторах проводящего кольца, включающих листовые следы, ксилема, отложенная в период внутрипочечного развития листа и его развертывания по выходе из почки, отличается большим содержанием сосудов. Замедление роста листа сопровождается отложением поздней древесины, отмиранием и превращением в механическую ткань первичного луба, а затем более старой части вторичного. Влияние пазушной почки сходно с тем, какое оказывает лист при затухании его роста.

В нижней части стебля, где рост листьев прекратился, прирост вторичной ксилемы более мощный и равномерный, так как деятельность камбия стимулируется ростом побега в целом. Изменения в тканях, связанные со спадом роста листа, усиливаются после прекращения его роста. Отмиранию луба сопутствует появление феллогена, и смена эпидермы перидермой также является следствием прекращения роста листьев.

Структурные изменения, связанные с остановкой роста листа, относительно быстрее наступают в верхних ярусах стебля, так как продолжительность роста их листьев короче, чем в средних ярусах. Возможно, что именно эти процессы, приводящие к выключению физиологических функций значительной части луба и древесины, в известной мере обусловливают уменьшение размеров конуса нарастания в верхушечной почке, снижение деятельности ее меристемы, и в ней вместо листьев возникают почечные чешуи. Иными словами, формирование покоящейся верхушечной почки коррелирует с остановкой роста листьев и развитием пазушных почек.

Вторичное утолщение стебля продолжается, хотя и слабо, и после перехода верхушечной почки в состояние покоя, но образуется поздняя древесина, которая сменяется недифференцированными производными камбия. Значительная часть вторичного луба превращается в механическую ткань.

Обращает на себя внимание тот факт, что в эпикотиле процессы, связанные с прекращением роста листьев первой пары, — одревеснение, превращение луба в механическую ткань и образование перидермы — ускоряются во время торможения роста верхушечной почки и проявляются уже в первый месяц жизни сеянца. В части побега, выросшей после возобновления его роста, развитие этих по существу возрастных изменений тоже усиливается и ускоряется во время образования в верхушечной почке почечных чешуй. Следовательно, снижение деятельности верхушечной меристемы оказывает большое влияние на структурные процессы в стебле.

Ряд структурных признаков, характеризующих древесный тип, — кольцевое строение проводящей системы непосредственно под почкой, сильное одревеснение, развитие перидермы на всем стебле — прямо или косвенно связан с характером развития листьев, пазушных почек и их переходом, как и верхушечной почки, в состояние покоя еще в середине вегетационного периода. У клена (так же как у дуба, желтой акации и ясеня) эти признаки проявляются сразу же при переходе растения в фазу сеянца. Можно считать, что раннее проявление признаков древесной структуры в онтогенезе растения также является характерной чертой древесного типа.

ЛИТЕРАТУРА

Валиханов М. (1964). Явление разнолистности в онтогенезе *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Василевская В. К. (1965). Значение возраста листа для анатомического строения. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4. — Козлова Н. А. (1953). Анатомо-экологическая характеристика полукустарников восточного Крыма. Бот. журн., 4. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. журн., 11. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1965). О разнолистности у сеянцев некоторых древесных растений. Бот. журн., 5. — Радкевич О. Н. (1928). Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. Изв. Главн. бот. сада, 27, 4. — Сабинин Д. А. (1957). О ритмичности строения и роста растений. Бот. журн., 7. — Серебрякова-Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, сер. геогр., 104, 5. — Цельникер Ю. Л. (1950). К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. Бот. журн., 5. — Цельникер Ю. Л. (1963). О связи годичного цикла роста побегов у деревьев с содержанием нуклеиновых кислот и водным режимом точек роста. Физиол. раст., 10, 3. — Шилова Н. В. (1963). О строении и периодичности появлений чешуй у листьев грецкого ореха. (*Juglans regia* L.). Тр. БИНа, сер. IV, Экспер. бот., 16. — Beakbane A. (1961). Structure of the plant stem in relation to adventitious rooting. Nature, 192, 4806. — Cutter E. (1955). The effect of progressive starvation on the growth and organization of the shoot apex of *Dryopteris aristata*. Ann. Bot., 19, 76. — Esau K. (1953). Plant Anatomy. — Garrison R. (1955). Studies in the development of axillary buds. Amer. Journ. Bot., 42, 3. — Jacobs W. a. J. Morrow. (1957). A quantitative study of xylem development. Amer. Journ. Bot., 44, 10. — Megli W. (1955). Prove di degemmazione nel pesco e loro effetti sulla istogenesi della cerchia legnosa. Nuovo giorn. Bot. Ital., 62, 1—2. — Reeve R. (1943). Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica*. Amer. Journ. Bot., 30, 8. — Schneider H. (1955). Ontogeny of lemon tree bark. Amer. Bot., 42, 10.— White J. (1955). The architecture of the stem apex and the origin and development of the axillary buds in seedlings of *Acer pseudoplatanus* L. Ann. Bot., 19, 75.

Ленинградский государственный
университет.

THE INFLUENCE EXERTED BY THE LEAF AND THE BUD ON THE DEVELOPMENT OF THE STEM STRUCTURE IN YEAR-OLD SEEDLINGS OF THE EUROPEAN MAPLE *ACER PLATANOIDES* L.

By H. A. Kondratiyeva-Melville

SUMMARY

The object of this investigation has been the differentiation of tissues in the bud of the embryos and seedlings of different age, as well as the development of the stem structure from the time of germination until the end of the vegetative period. The character of development of leaves and buds initiating at different stages of life of the seedling and its relation to stem development as well as the development of the root system have been observed.

УДК 582.264.12 : 576.8.094.81

Н. П. Горбунова

О СИНЗООСПОРАХ У ВОДОРОСЛЕЙ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ПОЛУЧЕНИИ ИХ У *CHLAMYDOMONAS GIRUS* PASCH.

С 1 таблицей рисунков

(Получено 28 V 1965)

Синзооспоры — образования, соответствующие комплексу двух или многих сросшихся в различной степени зооспор, — наблюдались у самых различных водорослей, но особенно часто у Разножгутиковых — *Heterocontae* (Pascher, 1939). Среди последних эти аномальные образования жгутиковых стадий чаще всего встречаются у неподвижных в вегетативном состоянии водорослей из порядков *Heterocapsales*, *Heterococcales* и *Heterotrichales*, у которых зооспоры образуются помногу в одной, одетой оболочкой, клетке. Нередко такие зооспоры при выходе из материнской клетки остаются соединенными по две или по нескольку лишь посредством тонких цитоплазматических нитей и позднее разъединяются. Однако часто зооспоры оказываются связанными своими задними концами гораздо прочнее и на большем протяжении, так что свободными остаются только их передние концы. Такие образования напоминают колонии флагеллат, в которых отдельные клетки соединены задними концами. Соединение зооспор может идти и дальше, так что лишь самые передние концы их выглядывают из общей центральной плазменной массы, показывая этим число соединившихся зооспор. Наконец, в крайних случаях возникают неправильной формы плазматические массы с равномерно или неравномерно распределенными парами жгутиков, в которых уже не могут быть различимы передние концы отдельных зооспор. Такие стадии уже очень похожи на синзооспоры вошерии, которым они полностью соответствуют. Описанные отклонения очень часто встречаются у *Botrydiopsis arhiza* Borzi, относительно чего уже обстоятельно писал Пашер (Pascher, 1939 : 383). Такие же синзооспоры наблюдались у *Tribonema*, *Bumilleria*, *Heterothrix*, *Heterococcus* и *Botrydium*.

Однако ни в одном из указанных выше случаев синзооспоры не встречались регулярно. В норме все перечисленные водоросли имеют двужгутиковые зооспоры. Эти случайные отклонения от нормы стабилизировались лишь у рода *Vaucheria*, который наряду с другими признаками характеризуется наличием крупной многожгутиковой зооспоры. Последнюю давно уже, со времени Шмитца, интерпретировали как сложную зооспору, образующуюся внутри спорангия, в котором постоянно отсутствует деление спорангиального протопласта на одноядерные двужгутиковые споры (Oltmanns, 1922 : 420; Smith, 1955 : 189). Приведенные выше примеры гетероконт, в норме имеющих двужгутиковые зооспоры, но у которых иногда в результате неполного деления протопласта внутри спорангия образуются синзооспоры, полностью подтвердили правильность толкования Шмитца и последующих исследователей зооспор вошерии.

Хотя и в несколько меньшем числе случаев, синзооспоры наблюдались также и у зеленых водорослей. Так, согласно Кону (см. Pascher, 1929), при прорастании ооспоры *Sphaeroplea* выходят две двуглавые зооспоры, каждая с двумя жгутиковыми аппаратами. То же описал и К. И. Мейер (1905) у *Sphaeroplea annulina* Ag.

Пашер (Pascher, 1929), также у *Sphaeroplea* наблюдал выход из ооспор таких соединенных двуглавых зооспор с двумя жгутиковыми аппаратами, а иногда все четыре зооспоры, образующиеся из прорастающей ооспоры, оставались соединенными в одну единственную четырехглавую аномальную зооспору, своего рода синзооспору. В случаях еще более полного слияния протопластов такие колонии из неразъединившихся зооспор можно распознать лишь по парам жгутиков, часто далеко друг от друга раздвинутым. Этот же автор (Pascher, 1929) наблюдал ненормальный выход из зиготы хламидомонады (вид не указан) двух-, трех- или четырехглавых зооспор с различной степенью разделения протопласта.

Кроме того, синзооспоры наблюдал В. В. Миллер у *Follicularia* и *Borodinella* — двух новых, описанных им родов зеленых водорослей. В частности, у зооспор *Follicularia* Миллер (1924) отметил жгутики в числе 2, 4, 6, 8 и даже 10, причем число ядер колебалось в тех же пределах, как и число пар жгутиков; это соответствует данным Страсбургера, особенно четко установленным для сложных зооспор (синзооспор) *Vaucheria sessilis*. При образовании зооспор у *Borodinella* Миллеру (1927) также нередко приходилось видеть двойные зооспоры, сросшиеся своими задними концами, или очень большие зооспоры с двумя глазками и двумя парами жгутиков.

Наконец, в литературе есть упоминание (Schussnig, 1960) о задержках в делении протоплазмы при спорогенезе у видов *Cladophora*, результатом чего является возникновение зооспор и гамет с двумя и большим числом ядер.

Ни в одном из перечисленных выше случаев дальнейшая судьба этих уклоняющихся от нормы агрегатов зооспор (синзооспор) не была прослежена. Также оставались не выясненными условия их возникновения и, за исключением *Follicularia* и *Vaucheria*, ни в одном случае синзооспоры не исследовались цитологически. Все это удалось нам осуществить в отношении *Chlamydomonas girus* Pascher. Мы не только впервые наблюдали у нее обильное образование синзооспор в условиях альгологически чистой культуры, но смогли проследить их дальнейшую судьбу, пролить известный свет на причины их возникновения и, будучи в состоянии вызвать по желанию их появление в культуре в значительном количестве, провели их цитологическое исследование.

При культивировании *Ch. girus* на различных питательных средах (Прата, Мейерса, Тамия, Крейги Трилиза) нам бросилось в глаза, что в жидкой среде Мейерса на 12-й день после пересева в нее клеток из старой культуры с агаризированной среды Прата наряду с нормальными подвижными одиночными двужгутиковыми особями в изобилии находились клетки, соединенные парами, реже по три, четыре, активно передвигающиеся с помощью жгутиков (см. таблицу рисунков, *1—5*). Создавалось полное впечатление бурно идущего полового процесса. Только длительное наблюдение за дальнейшей судьбой таких большей частью спаренных четырехжгутиковых клеток и детальное морфологическое изучение культуры позволило установить, что эти образования являются вовсе не копулирующими гаметами, а синзооспорами. Такие клетки, после известного периода активного движения совершенно аналогично одиночным нормальным клеткам останавливаются, теряют жгутики и приступают к размножению. При этом их содержимое делится с образованием различного числа клеток: зооспор или же опять синзооспор (фиг. *6—10*). В этой же исходной культуре одновременно с подвижными одиночными клетками и многочисленными синзооспорами наблюдались неподвижные клетки, находящиеся в состоянии размножения. Среди них наряду с нормальными клетками, содержимое которых делится последовательно на две, затем на четыре одинаковые клетки, превращающиеся в зооспоры, часто попадались клетки, содержимое которых

претерпевало весьма неправильные деления; они делились на одну очень маленькую и одну крупную трехлопастную клетку, или на две мелкие одинаковые клетки и третью крупную клетку с перетяжкой, имеющую форму песочных часов, или на две одинаковые гантелевидные клетки, или же в крайнем случае содержимое вовсе не разделялось, а лишь принимало четырехлопастную форму. Все эти продукты ненормальных делений, находящиеся еще внутри оболочки материнской клетки, по форме вполне соответствовали подвижным синзооспорам, попадающимся в изобилии в этой же культуре.

Нет никаких сомнений, что синзооспоры *Ch. girus* возникают в результате нарушений в процессе деления протоплазмы материнской клетки при зооспорообразовании. Эти нарушения в делении протопласта могут наступать как при первом, так и при втором делении. Часто все же первое деление протекает нормально, а второе оказывается в разной степени не завершенным. В результате образуются две двойные двуглавые четырехжгутиковые синзооспоры вместо четырех нормальных двужгутиковых зооспор или же, если в одном случае второе деление доходит до конца, две нормальные зооспоры и одна двуглавая синзооспора. Реже уже первое деление протоплазмы оказывается не завершенным, так что две половинки остаются соединенными вместе более или менее широкой перемычкой. Если из этих двух соединенных половинок при втором делении одна делится до конца, а другая лишь частично перешнуровывается, то получается одна трехглавая шестижгутиковая синзооспора и одна нормальная двужгутиковая зооспора. Наконец, если второе деление задержано в обеих половинках, то продукты обоих делений оказываются связанными между собою в четырехглавую, восьмижгутиковую синзооспору.

Иногда и первое и второе деления доходят почти до конца, и соответственно четыре зооспоры остаются связанными лишь тонкими плазматическими перемычками. Такая колония из четырех зооспор покидает оболочку материнской клетки, движется активно с помощью жгутиков и в конце концов распадается на четыре отдельные зооспоры. В случаях синзооспор отдельные составляющие их зооспоры соединены обычно более широкими перешейками, так что лишь передние их концы, снабженные жгутиками, свободны; число этих свободных концов соответствует числу соединившихся зооспор.

Обильное образование синзооспор у *Ch. girus* на среде Мейерса оказалось не случайным. Повторные посевы клеток на эту среду со среды Прата (как жидкой, так и агаризированной), развитие на которой можно считать нормой для этого вида, всегда давали тот же результат. Это дало возможность исследовать синзооспоры цитологически.

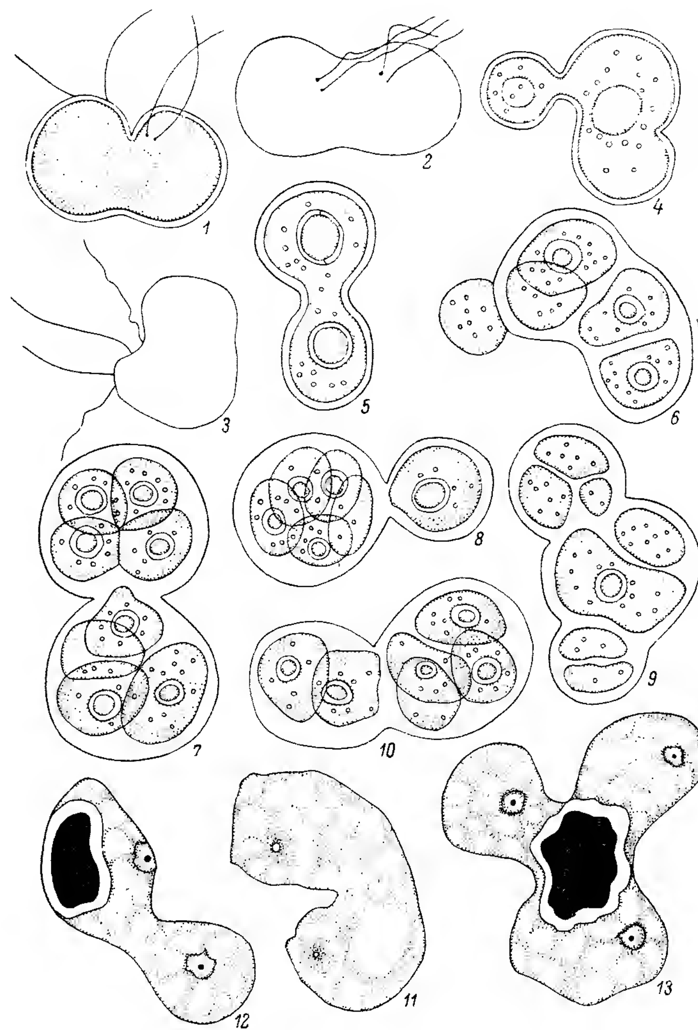
Для обнаружения клеточного ядра применялась реакция Фёльгена; предварительно клетки фиксировались парами осмия с дофиксацией в жидкости Карнуа: капля, содержащая синзооспоры, нанесенная на предметное стекло, опрокидывалась на несколько секунд над склянкой с осмиевой кислотой, после чего оставлялась на воздухе до почти полного высыхания, и стекло погружалось в гистологический стаканчик с жидкостью Карнуа.

Для одновременного выявления ядра и пиреноидов использовался метод сулема-бромфенолблау (см. Пирс, 1962), который особенно можно рекомендовать для обнаружения у водорослей пиреноидов. Для этого метода непригодны фиксаторы, содержащие осмиевую кислоту, поэтому применялась фиксация парами формалина с последующей дофиксацией в жидкости Карнуа.

Жгутики превосходно выявлялись при обработке по методу Гутштейна (см. Пешков, 1955) и при наблюдении живых синзооспор с применением метода фазового контраста.

Применение этих методов позволило установить, что при синзооспорообразовании, несмотря на нарушения в делении протоплазмы материнской клетки, деление ядра происходит нормально: в результате двух

последующих делений возникают четыре клеточных ядра, которые распределяются по продуктам неполного деления протоплазмы. Таким образом, двуглавая синзооспора содержит два ядра, трехглавая — три (*11—13*), четырехглавая — четыре ядра. Каждому клеточному ядру соответствует пара жгутиков, чем еще раз подтверждается неоднократно



1 — синзооспора при рассматривании с фазовоконтрастным устройством (увел. 1800); *2, 3* — синзооспоры, обработанные по методу Гутштейна, окрашены жгуты (увел. 3400); *4, 5* — остановившиеся синзооспоры (увел. 1600); *6—10* — синзооспоры, приступившие к размножению (увел. 1600); *11—13* — дву- и трехглавые синзооспоры с двумя и тремя клеточными ядрами и одним крупным неподелившимся пиреноидом при окраске по методу Фёльгена (*11*) и методу сулема-бромфенолблау (*12, 13*) (увел. 3400).

указываемая в литературе тесная связь между ядром и жгутиковым аппаратом. Иначе обстоит дело с пиреноидом. Если в норме на среде Прата в результате двух делений в материнской клетке образуется четыре клетки, каждая с одним ядром и одним пиреноидом, то при культивировании на среде Мейерса большей частью происходит полное подавление деления пиреноида; поэтому синзооспоры, как правило, содержат один пиреноид, по размерам значительно превосходящий пиреноид

в обычных зооспорах этого вида (*11—13*). Реже в двуглавой синзооспоре наблюдаются два пиреноида, часто сильно различающиеся по размерам.

Эти результаты цитологического исследования синзооспор *Ch. girus* вполне согласуются с данными, полученными в отношении различных жгутиконосцев и подробно разбираемыми в работе Пашера (Pascher, 1929). Для многих флагеллат было показано, что при делении их клетки удвоение различных органелл не всегда происходит строго одновременно: одни делятся раньше, другие несколько запаздывают. При этом раскола цитоплазмы может не происходить совсем или он обрывается на каких-то ранних стадиях, в результате чего возникают особи, у которых отдельные или даже все органеллы клетки оказываются удвоенными без того, чтобы протопласт полностью поделился. Так, для *Chromulina*, *Ochromonas*, *Dunaliella*, *Asteromonas*, *Pyramimonas* описывались двуглавые особи с двумя ядрами и двумя жгутиковыми аппаратами. Позднее многоядерные уродливые особи, возникающие в результате деления ядра, не сопровождающегося делением плазмы, были получены экспериментально у *Pyramidomonas montana* при определенных условиях культивирования (Geitler, 1934). Уродливые особи с двумя передними концами, направленными в разные стороны, каждый с глазком и жгутом описаны в культурах *Trachelomonas lefevrei* и *T. volvocinopsis* (Pringsheim, 1953), а особи с двумя, четырьмя и даже восемью флагеллатными концами, отходящими от центрального тела, наблюдались и в культуре *Euglena gracilis* (Williams, 1962). В крайних случаях, наблюдавшихся в культурах бесцветных сапрофитных флагеллат, оставались соединенными продукты не одного, а нескольких делений. Как убедительно показал Пашер, все эти случайные задержки при делении клеток, встречающиеся в виде аномалий у различных флагеллат, стабилизируясь, могли привести к возникновению индивидов с двойной клеткой, давно известных среди группы бесцветных флагеллат — Дистоматин, а позднее обнаруженных и среди окрашенных хризомонад, — совершенно аналогично тому, как нарушения в делении протопласта при зооспорообразовании различных водорослей, стабилизируясь, привели к возникновению синзооспор вошерии.

Что же является на среде Мейерса причиной столь частых нарушений в нормальном ходе деления клеток *Chlamydomonas girus* при зооспорообразовании, которые, как правило, отсутствуют на среде Прата? Обе среды не столь уж сильно отличаются качественно по входящим в них ингредиентам. Раствор микроэлементов, вносимый в среду Мейерса, не оказывает заметного влияния на развитие культуры *Ch. girus*. При внесении в среду Прата микроэлементов в тех же количествах, что и в среду Мейерса, поведение клеток *Ch. girus* не отличалось от такового на среде Прата, приготовленной на кипяченой водопроводной воде. Таким образом, микроэлементы не являются причиной нарушений в делении клеток *Ch. girus*. С другой стороны, обе среды значительно отличаются по количеству входящих в них солей: в среде Прата общая сумма солей составляет 0.01%, в среде Мейерса — 0.37%.

Таким образом, причиной нарушений в ходе делений при зооспорообразовании *Ch. girus* могла явиться высокая концентрация солей в растворе. Это предположение вполне подтвердилось последующими опытами: с одной стороны, в разбавленной среде Мейерса синзооспор не наблюдалось, с другой стороны, в концентрированной среде Прата происходило обильное образование синзооспор. Ниже приводятся результаты одного из опытов.

Были приготовлены следующие жидкие среды: обычная среда Прата, служащая контролем (П-1), и та же среда, последовательно более концентрированная (П-5, П-10, П-20, П-50, П-100) и более разбавленная, чем исходная (П-1/10, П-1/20, П-1/50, П-1/100). Во все эти среды одновременно был сделан посев клеток *Ch. girus* с агаризированной среды Прата. Оказалось, что при концентрациях среды ниже контрольной деления клеток протекают нормально, но значительно реже, чем в контроле, благодаря чему жидкость в колбочках становится бледно-зеленой. Однако низкие концентрации солей в среде никак не сказываются на развитии и функционировании жгутикового аппарата. При перенесении неподвижных клеток с агаризированной среды в эти разбавленные среды жгутики вырабатываются нормально и клетки обнаруживают подвижность. При повышении концентрации среды Прата в известных пределах повышается и скорость делений клеток, что выражается в ярко-зеленой окраске жидкости в колбочках, в которой вместе с подвижными клетками *Ch. girus* попадается очень много неподвижных клеток в стадиях зооспорообразования. Однако наряду с быстро следующими друг за другом нормальными делениями при зооспорообразовании наблюдаются и нарушения в ходе этих делений, приводящие к появлению в культуре синзооспор. Как уже говорилось, эти нарушения касаются главным образом деления цитоплазмы и пиреноида и не затрагивают деления ядра и жгутикового аппарата. Наконец, при очень большом повышении концентрации солей (П-50, П-100), по-видимому, наступает уже торможение в процессе деления ядра и в формировании жгутикового аппарата: клетки *Ch. girus*, внесенные в такие среды, остаются неподвижными, они только растут, но не делятся. Эти неподвижные, гигантские клетки, толстостенные, с густым зеленым содержимым, лежат на дне культурального сосуда, образуя хорошо заметный невооруженным глазом осадок, над которым жидкость остается совершенно бесцветной.

На средах Тамия и Крейгп Трилиза поведение *Ch. girus* было такое же, как и на сильно концентрированном растворе Прата (П-50, П-100): клетки оставались неподвижными и очень разрастались.

В других опытах было показано, что при разбавлении среды Мейерса синзооспоры не образуются.

Таким образом, не остается сомнений в том, что у *Ch. girus* именно определенная концентрация в среде солей ответственна за те нарушения в делениях протопласта, которые приводят к появлению в культуре синзооспор. Возможно, этой же причиной вызвано появление синзооспор и у других перечисленных выше водорослей. Они могли появляться в старых, постоявших культурах при испарении воды и соответственном повышении концентрации солей, или в природе при подсыхании мелких водоемов. Нам удалось наблюдать такие случаи у *Ch. girus* в колбе со средой Прата спустя почти два месяца после посева: среди подвижных перегруженных маслом клеток здесь попадались и синзооспоры, тоже переполненные жиром, со жгутиками или остановившиеся.

Сопоставление наших наблюдений над *Ch. girus* с литературными данными позволяет предположить, что нарушения в делении протопласта, наблюдаемые при повышении концентрации солей в среде в экспериментах и при подсыхании субстрата в естественных местообитаниях, являются довольно широко распространенной реакцией самых разнообразных водорослей. Интересно, например, что наблюдавшиеся Прингсгеймом (Pringsheim, 1953) двойные особи *Trachelomonas* обычны в богатых средах. Таким образом, подбирая определенные для каждого вида условия среды (главным образом концентрацию солей) можно вызвать синзооспорообразование у многих водорослей. Возможно даже, что для всех водорослей, размножающихся в норме зооспорами, существуют какие-то комплексы внешних условий, при которых образуются синзооспоры. Установление этих условий для разных водорослей может представить и практический интерес при их культивировании; появление в культуре синзооспор может служить указанием на то, что достигнуты какие-то предельные для данного вида концентрации среды, и что дальнейшее повышение в среде содержания солей будет тормозить нарастание биомассы, так как клетки делиться уже не будут. Это предположение, естественно, нуждается в дальнейшем экспериментальном подтверждении.

После обнаружения у *Ch. girus* на среде Мейерса синзооспор нами были исследованы и некоторые другие водоросли, также культивируе-

мые на среде Мейерса, с целью обнаружить и у них нарушения в процессе деления, аналогичные тем, которые приводят к образованию синзооспор. В одной культуре *Chlorella* sp. нам действительно удалось наблюдать стадии, аналогичные синзооспорам — продукты неполного расщепления протопласта; так как речь здесь идет о неподвижных клетках, мы предлагаем называть их синавтоспорами. Цитологическое изучение таких синавтоспор позволило установить их двуядерность. В отличие от *Chlamydomonas girus*, где задержка в делении протопласта сопровождается обычно торможением деления пиреноида, в случае синавтоспор *Chlorella* sp. наряду с делением ядра происходит и деление пиреноида; все наблюдаемые в культуре двойные синавтоспоры имели по два ядра и по два пиреноида. Кроме того, нами были обнаружены синзооспоры в культуре *Haematococcus pluvialis* Flot.

По имеющимся данным (см., например, Мезиа, 1963 : 306), при нормальной репродукции клетки митоз и цитокинез точно скоординированы между собой во времени, и известно мало способов вызвать регулируемую задержку цитокинеза, приводящую к появлению дву- или многоядерных клеток.

В связи с этим можно рекомендовать изученный нами вид *Chlamydomonas girus* в качестве хорошей модели для изучения взаимоотношений митоза и цитокинеза во времени, так как здесь, изменяя лишь условия культивирования, легко вызвать регулируемую задержку цитокинеза у значительного количества особей.

ЛИТЕРАТУРА

М е з и а Д. (1963). Митоз и физиология клеточного деления. — (М е й е р К. И.) M e y e r K. I. (1905). Die Entwickelungsgeschichte der *Sphaeroplea annulina* Ag. Bull. Natur Moscou, 1, 2 и 3. — М и л л е р В. В. (1924). *Follicularia* новый род зеленых водорослей. Архив русск. протист. общ., 3. — М и л л е р В. В. (1927), *Borodinella* новый род зеленых водорослей. Русск. архив протист., 4, 1—4. — П е шк о в М. А. (1955). Цитология бактерий. — П и р с Э. (1962). Гистохимия. — G e i tl e r L. (1934). Grundriss der Cytologie. — O l t m a n n s P. (1922). Morphologie und Biologie der Algen, 1, 2-е изд. — P a s c h e r A. (1929). Beiträge zur allgemeinen Zelllehre. 1. Doppelzellige Flagellaten und Parallelentwicklungen zwischen Flagellaten und Algenschwärmern. Archiv Protistenkunde, 68, 2. — P a s c h e r A. (1939). Heterokonten. Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 11. — P r i n g s h e i m E. G. (1953). Observations on some species of *Trachelomonas* grown in culture. New Phytologist, 52, 2. — S c h u s s n i g B. (1960). Handbuch der Protophytenkunde, 2. — S m i t h G. M. (1955). Cryptogamic Botany, 1. — W i l l i a m s E. A. (1962). Branched and multiple forms of *Euglena gracilis*. Nature, 196, 4849 : 90.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

SYNZOOSPORES IN ALGAE AND THE STIMULATION OF THEIR DEVELOPMENT IN *CHLAMYDOMONAS GIRUS* PASCHER

By N. P. Gorbunova

SUMMARY

Synzoospores in *Chlamydomonas girus* Pascher were observed for the first time by the author in artificial pure culture. It has been shown experimentally that the formation of synzoospores is stimulated by a high concentration of salts in the nutrient medium, which inhibits the division of the protoplast, and, usually, of the pyrenoid, at the moment of the zoospore formation. The nucleus usually divides twice and the four resulting nuclei are distributed among the products of the uncompleted division of the plasma. There is a pair of flagella corresponding to each nucleus. Further development of synzoospores has also been traced.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58 : 482 : 001.4

Н. Н. Забинкова

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ПРАВОПИСАНИЯ РУССКИХ БОТАНИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

Современная русская ботаническая терминология в подавляющей своей части состоит из двух типов слов — чисто русской лексики, т. е. слов либо заимствованных непосредственно из живого русского языка, либо скомбинированных из русских элементов (пестик, сережка, плодолистик) и греко-латинских заимствований, т. е. слов, составленных из элементов латинского или (чаще) греческого языка.

Если проследить историю русской ботанической терминологии, как это сделано, например, в работе А. А. Щербаковой (1960), легко убедиться, что в выборе источников терминов наблюдается определенная закономерность. В конце XVIII и первой половине XIX в. создаются термины, как правило, русского происхождения, а начиная с 50—60-х годов прошлого столетия, несмотря на многочисленные призывы придерживаться в этом отношении добрых традиций старых ботаников, все больше пробивают себе дорогу термины греко-латинского происхождения, иногда даже заменяя уже почти закрепившиеся русские.

Создается парадоксальное явление: крупнейшие отечественные ботаники ратуют за максимально возможное внедрение исконно русских терминов, а практика развития терминологии идет по противоположному пути.

«Надо стараться, чтобы терминология наша сколько можно соответствовала и своему предмету и духу языка нашего, выразительного и благозвучного» — пишет М. А. Максимович (цит. по Щербаковой, 1960 : 209). Он предлагает создавать термины на основе русского языка «. . . предпочитая всегда коренное наше слово, если только оно выражает предмет, всякому насильственно-сложенному и буквально переведенному».

В 60—80 годы XIX в. большое количество терминов русского происхождения было введено в практику А. Н. Бекетовым. «Побудительной причиной, заставлявшей Бекетова выполнять этот грандиозный труд, был его патриотизм русского человека, демократа-шестидесятника», — пишет по этому поводу А. А. Щербакова (1960 : 211).

В конце XIX в. А. Н. Петунников (1898), составивший известный «Свод ботанических терминов», писал: «Встречая на каждом шагу такие уродливые и неблагозвучные по-русски слова как дорзивентральный, обдиплостемонный, гинецей, андроцей и пр. припоминаешь Руссо, который словами своего переводчика говорит, что в выборе слов надобно угождать слуху и советоваться с произношением языка».

Чем же можно объяснить в таком случае повсеместное проникновение в терминологию греко-латинских элементов? Вряд ли причиной этого является повальное «. . . нежелание ботаников творчески отнестись к научному языку» (Щербакова, 1960 : 214) или тем, что по какому-то неведомому стечению обстоятельств не удается создать «удачные» термины русского происхождения. Ссылки на традицию здесь тоже не вполне правомочны, — как раз для начальных стадий развития отечественной ботаники характерно создание чисто русских терминов. По-видимому, причина кроется в определенных закономерностях, к рассмотрению которых мы и перейдем.

Требования, предъявляемые к современному термину

Вопросу о том, каким должен быть современный термин, целый ряд статей посвятил советский ученый Д. С. Лотте. По его мнению, термин: 1) не должен иметь в данной области синонима и не представлять омонима; 2) в пределах возможной краткости обладать достаточной или полной ясностью; 3) соответствовать термину родственной специальности; 4) вызывать ассоциацию — частную или общую (ср. Лотте, 1931), т. е. отражать реальные качества понятия, как это происходит в таких терминах как «щиток», «цветоножка», «пазуха» и т. д., или указывать на место данного термина в соответствующем классификационном ряду (например, аск, аскомицеты, аскоспора, аскофор, аскогенный).

В своих рекомендациях Международная организация по стандартизации также особо подчеркивает, что термин должен как можно точнее обозначать определенное понятие и быть кратким и простым (ср. Сухова, 1956).

Попытаемся с этой точки зрения рассмотреть сравнительные достоинства и недостатки русских и греко-латинских терминов и выяснить, для каких конкретных случаев более желательными и пригодными являются первые, а для каких — вторые.

Место и роль чисто русских и греко-латинских терминов

Каковы же основные мотивы, заставлявшие русских ботаников на протяжении двух веков ратовать за создание чисто русских терминов?

Как правило, все авторы базируются на следующих соображениях:

1. Создание русских терминов способствует «чистоте русского языка» и является патриотичным.
2. Русские термины более понятны для широких масс и легки для запоминания.
3. Русские термины более благозвучны, или, иными словами, в большей степени соответствуют «духу» языка.

Рассмотрим эти соображения с современной точки зрения.

1. По-видимому, «патриотизм» в применении к науке заключается в создании такой терминологии, которая бы в максимальной степени способствовала ее расцвету, т. е. практически в создании «удачных» терминов, какого бы происхождения они ни были.

2. «Понятность» и «легкость» русских терминов для современного уровня науки весьма проблематична. Если употребление русских терминов в XIX в. помогало усвоению их более широкими кругами и могло рассматриваться как демократизация науки, то это объясняется прежде всего недостаточным уровнем народного образования в царской России. Недаром В. И. Ленин, предостерегая от увлечения словами иностранного происхождения, указывал на то, что они (ср. Ленин, Соч., Изд. 5, т. 14 : 92) еще непонятны народу. К настоящему моменту эти соображения потеряли былую актуальность. В нашей стране введено всеобщее среднее образование, программа которого насыщена греко-латинской лексикой; это показывает, что усвоение ее не представляет затруднений для учащихся. В качестве примера я могу сослаться на собственный опыт преподавания в Ленинградском фармацевтическом училище, учащиеся которого в течение первого года обучения усваивают без особого труда более тысячи химических и фармацевтических терминов, построенных на греко-латинской основе. С другой стороны, ставить перед собой задачу сделать доступными научные термины для людей, не имеющих среднего образования, является, по-видимому, анахронизмом. Изменилось и само представление о «понятности» и «наглядности». Если для ранних ступеней развития науки, когда связь между понятиями часто оставалась неясной, и термины, как правило, создавались обособленно, важную роль играла непосредственная чувственная ассоциация, то для настоящего момента, когда именно система понятий является основой любой науки, на первый план выступают ассоциативные связи второго типа, указывающие на место данного понятия в ряду других. Что же касается до непосредственных ассоциаций, то при всей их привлекательности они часто бывают весьма поверхностны и носят скорее «мнемонический» характер и отнюдь не отражают внутренней связи явлений, а в некоторых случаях являются источником недоразумений (классические примеры: «семенопочка», которая не является почкой семени, и «корнеплод», отнюдь не являющийся «плодом корня»).

3. Остается, следовательно, третье, действительно очень серьезное соображение. Термин должен быть «благозвучным», «соответствовать духу языка».

Какие же термины более удобны для использования: русские, иностранные (т. е. заимствованные из современных языков) или греко-латинские? В принципе — такие, которые обладают большими словообразовательными возможностями.

Чтобы осветить этот вопрос, обратимся к историческому опыту создания терминов того и другого типа. Чрезвычайно показательным в этом отношении является словник «Техно-ботанического словаря» И. Мартынова, изданного еще в 1820 г. Будучи убежденным сторонником «руссификации» ботанической терминологии, автор попытался ввести в научный обиход такие термины, как «муженос», «мужеженный», «женотычинник», «наженный», «женоосновной». Все эти термины были «неблагозвучными» уже в момент создания, хотя они построены в строгом соответствии с фонетическими и морфологическими законами русского языка. Дело в том, что во всех приведенных терминах наличие ассоциации первого рода, т. е. непосредственная ассоциативная связь с понятиями «мужчины» и «женщины» делает элементы «муж»- и «жен»- непригодными для образования большого числа сложных слов и препятствует образованию на этом материале терминов, обладающих систематическими свойствами. Мертворожденными оказались и многие другие термины, созданные по тому же принципу: пыльниковидка (Шиховский, 1855), лоночка (Горянинов, 1841), плодовница (Максимович, 1833) и т. п.

Таким образом, прежде всего при создании системы терминов наиболее легко ассимилирующимся материалом являются словарные элементы, не употребляемые в живой разговорной речи и не несущие слишком яркой смысловой нагрузки. Именно они имеют максимум шансов не вступить в противоречие с «духом» живого народного языка. Такие элементы в широком ассортименте представляет фонд латинского и древнегреческого языков, допускающий неограниченные возможности для словообразования в любом современном языке.

В чем же секрет собственно «благозвучия»?

По-видимому, нет никакой прямой связи между этим понятием и происхождением термина. Так, одинаково «удачными» с этой точки зрения являются слова «семя» и «спора», «слоевище» и «гифа», «обоеполый» и «зигоморфный», хотя первые термины в парах — русского, а вторые — греко-латинского происхождения. С другой стороны, такие слова, как «верхоростный» и «обратноположенный», — «неблагозвучны», хотя оба они образованы на чисто русской основе.

«Благозвучие», с нашей точки зрения, заключается в строгом соответствии нормам живого языка. В применении к русскому языку это понятие можно свести к нескольким моментам.

а) Термин не должен быть излишне длинным, точнее, он не должен быть длиннее слов, бытующих в живом языке. В случае необходимости создания термина, отражающего ряд признаков, его следует делать составным, т. е. состоящим из существительного и прилагательного.

б) Термин не должен содержать звуков или их сочетаний, не свойственных русскому языку, чего почти невозможно избежать при заимствовании терминов из современных живых языков, и в этом смысле термины греко-латинского происхождения являются чрезвычайно удобным материалом, так как они, по существу, не имеют собственных, специфических фонетических особенностей, а легко принимают фонетические черты любого, в том числе русского языка.

в) Термин не должен иметь ударения, не свойственного данному языку. Для русского языка, обладающего свободным ударением, это имеет значение только в единичных случаях. Так, например, при заимствовании сложных слов следует делать ударение на последней части, даже если это противоречит правилам латинской фонетики (микроспо́ра, актиноморфный и т. п.).

г) Термин не должен обладать морфологическими особенностями, чуждыми данному языку, в частности, необычными для него окончаниями; с этой точки зрения нам представляются неудачными такие слова, как стеле, колеоптиле, и т. п.

При соблюдении этих условий как русские, так и греко-латинские термины имеют равное право на существование.

Таким образом, проблема предпочтения русского или греко-латинского термина не может решаться абстрактно, а должна быть основана на тщательном изучении каждого конкретного случая. По-видимому, русский термин является более удобным в тех случаях, когда данное понятие не предполагает широких связей с другими; примером могут являться многочисленные определения формы, окраски, строения морфологических объектов. Дополнительным плюсом в этих случаях является и наличие точной ассоциации (яйцевидный, канальчатый, вишневый, сиреневый и т. п.). Неудачными в этом смысле терминами представляются такие обозначения цвета, как «изабелловый» и «шамуа», не вызывающие никаких зрительных представлений и тем не менее часто встречающиеся в описаниях споровых растений.

В то же время греко-латинскому термину следует безусловно отдать предпочтение, когда речь идет о системе терминов. Так, элементы -andr-, -gyn-, -carp-, sperm- более пригодны для образования системы терминов, чем -муж-, -жен-, -плод-, -сем- (или -семен-) и т. п.

Наличие непосредственных ассоциативных связей у русских элементов должно рассматриваться в этом случае не как положительная, а как отрицательная черта.

Рассмотрим некоторые случаи вариантных терминов, т. е. терминов, имеющих общий прототип в латинском или греческом языке, а в русском приобретших различное фонетическое или морфологическое оформление, типа митоз—митозис; хромосома—хромозома; нуцеллус—нуцеллюс; стела, стель, стеле и др. При этом мы попытаемся установить причины возникновения подобных вариантов и наметить пути их устранения.

Как правило, такие термины возникают в двух случаях: при разных способах передачи одного и того же звука и при различных изменениях одного и того же окончания.

Фонетические варианты терминов

Как известно, звуковые системы различных языков неодинаковы. Поэтому при заимствовании терминов неизбежно приходится находить способы передачи звуков, чуждых данному языку. Обычно при этом руководствуются двумя соображениями: 1. Пытаются заменить несуществующий в данном языке звук наиболее близким ему. 2. Если почему-либо таких «близких» звуков оказывается несколько, причем их использование прочно вошло в научный обиход, выбирают тот из них, который связан с наиболее употребительными терминами и продуктивными элементами, входящими в состав большого числа сложных слов. Поясним сказанное на конкретных примерах.

1. Передача звука «h». Необходимость передачи этого звука возникает при заимствовании как с латинского, так и с греческого языка. В огромном большинстве случаев, в том числе во всех продуктивных морфемах, он передавался как «г»: греч. гидро-, гипо-, гипер-, гомо-, гетеро- горизонт, гормон, гистология; лат. гонор, гуманизм, гербарий.

Только в сравнительно редких случаях встречается опущение в русском термине звука «h», но этого никогда не происходит ни в одной продуктивной морфеме. Слова история, иерархия и истерия носят характер исключения.

В связи с этим мы предлагаем при заимствовании термина, включающего звук «h», передавать его русским звуком (и, соответственно, буквой) «г». Таким образом, habitus должен звучать как «габитус», а элемент holo передаваться как голо- (голотип, голобазидия и т. п.); при этом, как это имеет место в последнем случае, совпадением с русским корнем гол- можно пренебречь.

2. Передача дифтонгов «au» и «eu». Эти дифтонги, как правило, в русской научной литературе передаются как ав- и ев- и лишь в исключительных случаях как ау- и эу-. Нам представляется более удачным первый вариант, так как сочетания «ау» и «эу» не свойственны русским словам, и термин, переданный таким образом, ощущается как инородное тело, т. е. представляется «неблагозвучным». Впрочем, если найдутся термины с таким сочетанием, прочно вошедшие в научный обиход, то с их существованием можно примириться, но при введении новых терминов следует руководствоваться изложенными выше соображениями. Поэтому аналогично терминам плевра, пневматический, невроз, ревматизм, автоматика следует принять вариант автэкология (а не аутэкология), евстела, а не эустела и т. п.

Необходимо отметить, что в русской научной терминологии встречается случай передачи дифтонга «eu» как «ей». Такие термины приходится принять, так как они чрезвычайно широко распространены (лейкоз, нейрон, нейтрон, нейтральный), но сочетание «ей» лучше сохранить для передачи «ei», которое также иногда встречается в греческих словах: клейстогамный мейоз и т. п.

3. Передача греческой буквы ζ. Буква ζ отражает звук, близкий к русскому «з» и поэтому передавать ее следует только таким образом. Например: халаза, а не халаца, ризины, а не рицины. Это соответствует и традиции заимствования подобных терминов с греческого языка: сравните элементы зиго- (зигоморфный, зигоспора), ризо- (ризоиды, ризокарпный), термины шизофрения, горизонт и т. п.

Как исключение, приходится признать несколько широко употребительных терминов, пришедших в русский язык из немецкого, хотя и имеющих греческое происхождение; а так как в немецком языке буква «z» соответствует звуку «ц», то и термины эти получили в русском языке такое звучание: «трапеция» (но трапеза, затрапезный). Такие случаи следует считать недоразумением, и в дальнейшем нужно греческую букву «ζ» передавать как «з».

4. Передача дифтонга «oe». Необходимость заимствования таких терминов возникает сравнительно редко и связана главным образом с основой «oec» (от греческого oicos — дом). Так как, согласно поздней латыни, «c» перед звуками «и» и «е» звучит как «ц», а в остальных случаях как «к», то это правило распространяется и на все заимствованные с латинского или через латинский язык греческие слова, например, медик, медикаменты, но медицина, медицинский. Таким образом, и в основе «oec» буква «c» перед «и» и «е» должна передаваться звуком «ц» (и соответственно буквой «ц»), а в остальных случаях — «к». Что же касается до транслитерации «oe» в этом случае, то существует прочная традиция передачи ее перед «к» как «э» (экономика, экоморфа, экология и т. п.). Мы не видим причины отступать от этой традиции при транслитерации перед «и» и «е». Поэтому monoecia и dioecia должно передаваться как монэция и диэция.

5. Передача «s» в интервокальном положении. Здесь следует иметь в виду два обстоятельства: в греческом языке «σ» (сигма) произносилась всегда как «с»; в поздней латыни «s» между гласными произносилась как «з».

Таким образом, существуют два противоречащих друг другу принципа произношения буквы «s».

В соответствии с этим установилась следующая традиция заимствования слов, включающих «s» в интервокальном положении.

1) Если «s» является начальной буквой морфемы, она читается как «с». Примерами могут служить такие слова как философия (sophos — мудрый), полисемантический (sema — знак) и т. п. Именно поэтому следует принять вариант «хромосома», а не «хромозома».

2) Во всех остальных случаях «s» в положении между гласными следует читать как «з», как это имеет место в целом ряде терминов, прочно вошедших в научный обиход, как-то: базис, каузальный, казус, лизикарпный, физиология и т. п.

Морфологические варианты

Рассмотрим теперь термины, связанные с различной передачей латинских и греческих окончаний. Родовые окончания в различных языках часто не совпадают; кроме того, в ряде языков они отсутствуют вовсе. Сохранение исконного окончания часто ведет к образованию слов, в которых явственно ощущается их «иностранный» характер (стеле, микропиле). Поэтому при заимствовании термина именно окончание, как правило, подвергается изменению. Рассмотрим несколько примеров:

1. Стела, стель, стеле и производное стеларный, стелярный. Наиболее удачным является термин «стела». Греческий термин stele представляет собою слово женского рода первого склонения; аналогичные термины в русском языке не могут иметь окончания -е, так как это делает их морфологически «иностранными»; окончание -ь, хотя и свойственно чисто русским словам женского рода, но нетипично для слов, заимствованных с латинского (ср. молекула, фабула). Прилагательное от этого слова должно быть «стелярный» аналогично словам, прочно вошедшим в живой русский научный язык (молекулярный, каникулярный, вестибулярный). Против варианта «стель» можно привести и дополнительное соображение: суффикс -арный (-aris) латинского происхождения неприменим для комбинации с русскими корнями; отсюда следует, что от существительного «стель» прилагательное неизбежно должно было быть «стельный», а это невозможно.

2. Колеоптиль—колеоптиле. В последние годы наметилась традиция заменять широко вошедший в русскую ботаническую терминологию термин «колеоптиль» (см. в частности, Жуковский, 1964) термином «колеоптиле».

Попытку эту следует явно признать неудачной, так как слово таким образом приобретает «нерусское» окончание и тем самым признак «неблагозвучия».

3. Нуцеллус—нуцеллюс, аннулус—аннулюс, каллус—каллюс. При рассмотрении этих терминов следует отметить два момента: вопрос о сохранении окончания вообще и вопрос о его форме, или иными словами о передаче звука «l» твердо, как это свойственно русскому языку, или мягко, в соответствии с его произношением в латинском языке.

а) Двусложные слова, оканчивающиеся на «ус», как правило, в русском языке сохраняют свое окончание: градус, модус, казус, глобус, синус, вирус, кактус, полюс и т. п. Термины типа тиф, тип, тон носят характер исключения.

б) Многосложные слова обычно теряют свое окончание: мускул, фолликул, карбункул. Одним из исключений следует считать слово «гомункулус».

Таким образом, наиболее обычным для русского языка является потеря окончания «us» после «l» в многосложных словах, заимствованных из латинского языка по типу титул (titulus), артикул (articulus), фурункул (furunculus). Однако для слов annulus и nucellus формы аннул и нуцелл являются неприемлемыми, так как они вступают в непримиримое противоречие с традицией. Для слова callus, по-видимому, следует предложить форму «каллюс» по аналогии с широко распространенным термином «полюс» (polus) и односложными словами «плюс» и «флюс».

Так как ни одного широко распространенного многосложного термина с окончанием -юс или -ус в русском языке обнаружить не удалось, то нам представляется более естественным по аналогии с одно- и двусложными словами отдать предпочтение формам «нуцеллюс» и «аннулюс».

От существительного «каллюс» возникает необходимость образовать производное, которое также имеет два варианта: каллеза и каллоза. В соответствии с традицией нам кажется более удачным термин «каллеза», параллельный таким образованиям, как туберкулез, скрупулезный и т. п.

4. Слова, оканчивающиеся на -is. В этом случае, как и в предыдущем, можно установить аналогичные варианты.

а) Многосложные термины теряют окончание. Примеры: плеврит, анализ, партеногенез, метастаз, синтез, невроз, симбиоз, диагноз. Единственным, пожалуй, исключением является слово генезис.

б) Двусложные слова сохраняют окончание -is: тезис, ирис, базис, а в некоторых случаях меняют его на -а: базa, теза (а по аналогии и антитеза), фаза. Слова типа «криз» (кстати, параллельно с «кризис») встречаются очень редко.

В сомнительных случаях, как нам кажется, этому модусу и надо следовать, и поэтому нет никаких оснований сохранять окончание в таких словах, как амитоз, мейоз, эндомитоз и т. п.

5. Слова, оканчивающиеся на -ma. Наиболее естественным было бы сохранение во всех случаях -а и образование в русском языке соответственно терминов не среднего (как это имеет место в греческом языке), а женского рода по типу терминов строма, система, липома, плазма.

Однако известен ряд слов, широко вошедших в терминологию и утративших в русском языке элемент -а; примерами могут служить таллом, симптом, диплом и некоторые другие.

В связи с этим мы предлагаем принять следующий модус: во всех новых и неустановившихся случаях сохранять элемент -а, считая исключением общепринятые термины, в которых он опущен.

6. Эндодерма, спородерма, эпидерма. Вообще говоря, с точки зрения происхождения термина существующий здесь разнобой (употребление терминов «эпидерма» и «эпидермис» и т. д.) является оправданным, так как «epidermis» встречается в такой именно форме у Гиппократа, а остальные термины образованы в сравнительно позднюю эпоху от греческого слова «derma» — кожа. Однако наличие такого «исключения» как «эпидермис» нарушает единообразие аналогичных по своему значению и структуре терминов типа спородерма, мезодерма, перидерма и т. п. Поэтому уже в середине XIX в. были попытки переводить «epidermis» как «эпидерма» (Де-Бари). Особенно широкое распространение получил этот термин в новейшей ботанической литературе (Тахтаджян, 1956; Жуковский, 1964). Такая тенденция нам представляется вполне оправданной, и термин «эпидерма» — законным.

7. Термины, оканчивающиеся на -um. Здесь, как правило, бытуют варианты, представляющие собой существительные мужского и женского рода.

Анализ заимствованных терминов показывает, что среди них существительные среднего рода являются редчайшим исключением. Это связано с тем, что русские окончания среднего рода «о» и «е» непосредственно с основами иностранного происхождения не комбинируются и, следовательно, слова иностранного происхождения могут быть среднего рода только в двух случаях:

1) если они сами оканчиваются на «о» или «е» (манто, депо, гуано); 2) если они образованы при помощи русского суффикса (интендантство).

Как правило, подобные слова теряют окончание и переходят в мужской род: фермент (fermentum), инструмент (instrumentum); или же приобретают окончание «а» и переходят в женский род: лаборатория (laboratorium) и др.; наконец, они могут сохранять окончание -um и переходить в мужской род (индивидуум, максимум, минимум, коллоквиум), но такой тип терминов следует считать редким и по возможности его избегать, так как слова, оканчивающиеся на -um, в русском языке хотя и склоняются, но тем не менее ощущаются как «иностранные».

Поэтому при полном соответствии обоих вариантов «духу языка» на первый план выступает традиция.

1) Цецидий—цецидия, коремий—коремия, базидий—базидия. Традиция в данном случае сводится к тому, чтобы названия плодовых тел считать существительными мужского, а названия отдельных их элементов — женского рода; таким образом, эцидий, цецидий, мацедий, склероций, коремий, но соредия, базидия, гонидия, конидия.

2) Концептакул—концептакула, рецептакул—рецептакула. По аналогии с предыдущим случаем нам кажутся более естественными формы мужского рода, тем более, что эти термины, по-видимому, не получили еще широкого распространения.

3) Перикарп—перикарпий, схизокарп—схизокарпий. Решение проблемы предпочтения того или иного типа термина распадается на два этапа: построение термина в латинском языке; построение термина в русском языке.

Существительные среднего рода, образованные от греческих основ, как правило, включают элемент -i-, например: hypanthium (ср. perianthium и т. п.), antheridium, caecidium, epipodium и пр.

Нам кажется поэтому более естественным сохранить в сомнительных случаях -i- и в русском и в латинском языках и принять термины перикарпий и схизокарпий как более соответствующие традиции.

Таким образом, в рассмотренных случаях из двух вариантных терминов, употребляемых в ботанической литературе, мы предлагаем остановиться на следующих:

автэкология (а не аутэкология),
амитоз (а не амитозис),
аннулюс (а не аннулус),
базидия (а не базидий),
габитус (а не хабитус),
голобазидия (а не холобазидия),
голотип (а не холотип),
гонидия (а не гонидий),
диэция (а не диеция),
евстела (а не эустеле),
каллеза (а не каллоза),
каллюс (а не каллус),
колеоптиль (а не колеоптиле),
конидия (а не конидий),
концептакул (а не концептакула),
коремий (а не коремия),
мацедий (а не мацедия),
мейоз (а не мейозис),
митоз (а не митозис),
монэция (а не монеция),
нуцеллюс (а не нуцеллус),
перикарпий (а не перикарп),
рецептакул (а не рецептакула),
ризины (а не рицины),
склероций (а не склероция),
соредия (а не соредий),
стела (а не стель),
схизокарпий (а не схизокарп),
халаза (а не халаца),
хромосома (а не хромозома),
цецидий (а не цецидия),
эндомитоз (а не эндомитозис),
эпидерма (а не эпидермис),
эцидий (а не эцидия).

В этой статье мы не можем, разумеется, осветить все случаи вариантов в ботанической терминологии, но если попытаться установить определенные критерии выбора, то они сводятся к следующему.

1. Термин — это один из важных элементов современного языка и его следует рассматривать не как слово «для избранных», а как часть общенародного языка. Поэтому прежде всего термин должен быть благозвучным, т. е. полностью удовлетворять всем языковым нормам.

2. При выборе одного из двух вариантных терминов необходимо считаться с традицией, так как любые неоправданные новшества вместо упорядочения терминологии вносят в нее дополнительную путаницу.

Автор благодарит М. Э. Кирпичникова за помощь в работе.

Литература

Горянинов П. (1841). Основания ботаники. — Де-Бари Л. (1877). Сравнительная анатомия вегетативных органов явнобрачных и папоротникообразных растений. — Жуковский П. М. (1964). Ботаника. Изд. 4-е. — Лотте Д. С. (1931). Очередные задачи технической терминологии. Изв. АН СССР, Отд. обществ. наук, 7. — Максимович М. (1833). Обозрение органологии растений. — Мартынов И. (1820). Техно-ботанический словарь на латинском и российском языках. — Петунников А. Н. (1898). Свод ботанических терминов, встречающихся в русской ботанической литературе. Изд. 1-е. — Сухова Н. К. (1956). Международная работа в области научно-технической терминологии. Вопр. языкознания, 3. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. — Шиховский И. (1855). Краткая ботаника. Курс гимназический. 2-е изд. — Щербакова А. А. (1960). История русской ботанической (морфологической) терминологии. Тр. Инст. истор. естествозн. и техн., 32, 7.

Военно-Медицинская
Академия им. С. М. Кирова,
Ленинград.

(Получено 29 VIII 1965)

УДК 582.28 : 576.88/.89 (018).001.2

О. Б. Михалевская

НОВЫЙ МЕТОД ОБНАРУЖЕНИЯ МИЦЕЛИЯ ПАРАЗИТНЫХ ГРИБОВ В ТКАНЯХ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА

В исследовательской работе с растениями, пораженными грибными заболеваниями, выявление мицелия гриба-паразита часто более удобно на срезах, сделанных от руки бритвой, чем на тонких микротомных срезах тканей, залитых в парафин. Объясняется это тем, что получение последних более трудоемко, кроме того, на таких срезах не всегда легко проследить ход мицелия в тканях растения-хозяина. Однако работа со срезами от руки представляет ряд неудобств, особенно если они делаются через нежные эмбриональные ткани; в силу очень большой плотности окраски толстых срезов эмбриональных тканей в них невозможно рассмотреть многие детали.

Чтобы избежать эти трудности мы использовали при приготовлении препаратов тканей проростков кукурузы, пораженных пузырчатой головней, водные растворы хлорал-гидрата или фенола, которые обычно применяются в микроскопической технике для просветления срезов.

Для выявления мицелия мы применили частично измененный метод окраски по Кобелю. Был использован краситель следующего состава: 0.1 г анилинового синего (водорастворимого), 50 мл 96° этилового спирта, 50 мл дистиллированной воды.

В этом красителе срезы, сделанные с фиксированных спиртом или высушенных, а затем размягченных кипячением в воде растений, выдерживались от 5 до 15 минут, до тех пор пока они не становились темно-синими. Для ускорения окраски срезы можно подогреть над спиртовкой на предметном стекле в капле красителя. Затем краситель смывался спиртом и срезы помещались на 5—10 минут в каплю подкисленного спирта (который готовился смешиванием 96° спирта с крепкой соляной кислотой в отношении 4 : 1). После значительного просветления среза его отмывали от подкисленного спирта чистым спиртом и помещали в каплю хлорал-гидрата или фенола (8 частей хлорал-гидрата или фенола на 2 части воды) под покровное стекло. Затем, чтобы предотвратить высыхание среза, под покровное стекло вводили глицерин таким образом, чтобы возможно менее вытеснить хлорал-гидрат из среза и только окружить его со всех сторон глицерином. Приготовленный препарат сохранялся в течение многих месяцев.

Такой способ обработки ручных срезов позволил нам выявить мицелий в большом количестве в срезах тех частей проростков, в которых при обработке иными способами (заключение сразу в глицерин после отмывания подкисленного спирта или обезвоживание и последующее заключение в канадский бальзам) мы не могли обнаружить мицелия. По-видимому, описанный способ обработки срезов от руки может быть использован для обнаружения в тканях растений мицелия не только представителей головневых, но и других видов грибов.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность Н. И. Цешинской за ее постоянные консультации при проведении данной работы.

Московский государственный
университет.

(Получено 8 VII 1965).

СООБЩЕНИЯ

УДК 634.948 : 581.9 (471.67)

П. Л. Львов

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЛЕСОВ ДАГЕСТАНА И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Сложная геологическая история Дагестана, расчлененный горный рельеф, разнообразие климатических условий, пестрый состав почв являются причиной развития на этой сравнительно небольшой территории весьма интересной флоры и разнообразного растительного покрова.

Растительный покров Дагестана издавна интересует ботаников. В результате проведенных исследований опубликовано немало интересных работ. Однако большинство из них посвящено флоре и описанию травянистых типов растительности. Что касается лесной растительности, то она обследовалась попутно, в самых общих чертах, при этом лучше всего изучены леса высокогорного Дагестана (Бутаев, 1913, 1916; Гроссгейм, 1925; Добрынин, 1927; Тумаджанов, 1938, 1940). Некоторые сведения о низинных и предгорных лесах находим в работах Ф. Н. Алексеенко (1906), Е. В. Шифферс (1953), П. Л. Львова (1956, 1959, 1960, 1961, 1963а, 1963б, 1964), А. Г. Гаеля и И. В. Каменецкой (1958), Л. Н. Чиликиной и Е. В. Шифферс (1962). Лесам других районов Кавказа уделялось больше внимания и им посвящена обширная литература.

Изучение лесов Дагестана — их состава, происхождения и распределения в определенных экологических условиях — имеет большое теоретическое и народнохозяйственное значение. С этими вопросами связано научное обоснование повышения продуктивности лесов, облесения горных склонов, разведения целого ряда полезных и высокопродуктивных пород деревьев и кустарников, создания лесных полос на засушливой низменности, а главное — такое изучение лесов важно в связи с задачей повышения их почвозащитной и водоохранной роли как в горах, так и в предгорьях, и даже на низменности, что является в условиях Дагестана делом первостепенной важности.

В настоящее время леса сохранились небольшими массивами и островками на низменности, в предгорном и высокогорном Дагестане. Лесом занято немногим более 8% от всей земельной площади республики.

Преобладают широколиственные леса и среди них дубовые. В горном Дагестане видное место принадлежит сосновым и березовым лесам. В распределении растительности и формаций леса проявляется высотная зональность (см. таблицу). На засушливой низменности еще сохранились лиственные леса; они встречаются отдельными островками в долинах рек на пойменных хорошо увлажненных почвах, развивающихся на аллювиальных отложениях. Среди низинных лесов преобладают дубовые, образованные дубом черешчатым *Quercus robur* L. с примесью дубов длинноножкового *Q. longipes* Stev., пушистого *Q. pubescens* Willd. и скального *Q. petraea* Liebl. На некоторых участках образовались производные насаждения — грабовые или грабово-дубовые и вязовые. К основным породам — дубу и грабу — присоединяются *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus suberosa* Moench, многочисленные кустарники и лианы. Среди редких представителей низинных лесов (Самур) встречается лапина *Pterocarya pterocarpa* Knuth, пираканта *Pyracantha coccinea* Roem., *Hedera pastuchowii* G. Woronow, *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh., что сближает эти леса с закавказскими.

В сочетании с низинными лесами по берегам рек и прирусловым террасам в долинах Самура, Сулака и Терека развивается древесно-кустарниковая растительность тугайного типа. Тугаи представлены зарослями ив, участками тополевых (*Populus hybrida* M. B., *P. sosnowskyi* Grossh., *P. nigra* L.) и ольховых (*Alnus barbata* C. A. Mey., *A. incana* [L.] Moench) лесов с участием *Morus alba* L., *Hippophaë rhamnoides* L., *Tamarix ramosissima* Ledeb.

Начиная с подгорных равнин и по сухим склонам предгорий тянутся почти сплошной полосой (100—400 м над ур. м.) заросли ксерофитных кустарников с *Paliurus spina-christi* Mill., *Rhamnus pallasii* Fisch. et Mey., *Lonicera iberica* M. B., *Crataegus monogina* Jacq. и сухостепным травянистым покровом. Они разрастаются на светлокаштановых почвах, чаще всего на местах, занятых в прошлом дубовыми лесами, с которыми связаны переходами. Несколько выше полосы зарослей ксерофитных ку-

Схема высотных поясов растительности Дагестана

Абсолютная высота (в м)	Пояс	Основные растительные формации	Климат	Геоморфология	Почвы
		А. Равнинный и предгорный Дагестан			
От —28 до +100—150	Полупустыни и пустыни.	Пустынные полынные, полынно-солянковые, солянково-полынные и солянковые формации; песчаные степи. Болотистые, болотно-солончаковые, солончаковые, и остепненные луга. Низинные дубовые и дубово-грабовые леса (с дубом черешчатым), ивовые, ольховые, тополевые леса.	Умеренно теплый, сухой, континентальный; осадков от 250—300 до 400 мм. Испаряемость 800—900 мм. Средняя годовая температура 11—12°. Абсолютная температура воздуха: максимальная +41°, минимальная —17° (—30°)	Низменность.	Светлокаштановые, лугово-болотные; солончаки, солонцы и аллювиальные почвы, пески.
150—600	Сухих степей, шибляка и аридного редколесья.	Разнотравно-полынно-злаковые степи. Шибляк из держи-дерева и других засухоустойчивых кустарников на фоне сухостепного травяного покрова. Фрагменты аридного редколесья (с дубом пушистым и скальным), сосново-дубового (местами с примесью березы) и можжевелового редколесья (с можжевельником многоплодным и продолговатым).	Умеренно теплый, сухой; осадков от 300 до 450 мм. Испаряемость 750—800 мм. Средняя годовая температура 10—11°. Абсолютная температура воздуха: максимальная +23°, минимальная —27°.	Нижние предгорья.	Светлокаштановые, каштановые, горно-лесные и коричневые почвы.
600—1000	Горных степей и лугов и лиственных лесов.	Горные разнотравно-злаковые степи преимущественно южных склонов предгорий и среднегорного пояса в сочетании с луговыми степями и лесами: дубовыми, грабово-дубовыми, ясенево-грабово-дубовыми.	Умеренно теплый; осадков до 650 мм. Средняя годовая температура 9.7°.	Средние склоны предгорий.	Горно-луговые, лесные, коричневые, бурые.
700—1200 (1400)		а) Буковые, грабово-буковые, грабовые леса. б) Парковые дубравы (с дубом	Умеренно теплый, влажный; осадков 700—800 мм. Испаряемость 650—	Верхние склоны предгорий.	Бурые горно-лесные. Горно-луговые субальпийские черноземовидные

(Продолжение)

Абсолютная высота (в м)	Пояс	Основные растительные формации	Климат	Геоморфология	Почвы
		восточным), березовые редколесья на фоне послелесных и субальпийских лугов.	700 мм. Средняя годовая температура 9°.		тяжелосуглинистые. Горные лесостепные глинистые и суглинистые на делювии слаяцев, песчаников и известняков.
		Б. Внутреннегорный и высокогорный Дагестан			
600—2500	Нагорных ксерофитов, горяых степей и луговых степей.	Горнолуговая и горно-степная растительность. Комплекс группировок нагорных ксерофитов (с преобладанием можжевельников, с зарослями спирей, с обилием трагакантовых астрагалов). Сосновые и березовые леса.	Умеренно теплый, сухой; осадков 325—650 мм. Средняя годовая температура 7°.	Внутреннегорный Дагестан.	Маломощные хрящеватые, каменистые. Горно-луговые, субальпийские в сочетании с горно-степными.
1500—2500	Субальпийских лугов, сосновых, березовых лесов, зарослей кустарников.	Сосновые, березовые, грабовые, буковые леса. Субальпийское березовое и кленовое редколесье на фоне субальпийских лугов. Субальпийские кустарниковые формации из рододендрона кавказского и стланиковых можжевельников.	Умеренно холодный, влажный; осадков 700—1000 мм.	Высокогорный Дагестан.	Горно-лесные бурые глинистые и слабо оподзоленные на элювии и делювии сланцев и песчаников. Горяо-лесные коричневые, суглинистые и глинистые.
2500—3200	Альпийских лугов.	Альпийские луга. Скальная и осыпная растительность, которая распространена и в более низких поясах, особенно в субальпах.	Холодный влажный; осадков 800—1000 мм.	То же.	Горно-луговые альпийские средне- и легко суглинистые на сланцах. Горно-луговые маломощноторфянисто-каменистые.
3500—3700 (4485)	Нивальный.	Растительный покров отсутствует или разрежен. Пятна мхов и лишайников, куртины и отдельные экземпляры холодоустойчивых цветковых растений.	Холодный; осадков больше 1000 мм.	» »	Горно-тундровые почвы и обнажения пород.

старников или перемежаясь с ними распространены в виде фрагментов формации редколесий: дубовых (с *Q. pubescens*, *Q. petraea*), сосново-дубовых (местами с *Betula pendula* Roth) и можжевеловых (с *Juniperus polycarpos* C. Koch и *J. oblonga* M. B.). Фрагменты сосново-дубового и можжевелового редколесья сохранились на каменисто-песчаниковых склонах Атлыбуюнского и Кумторкалинского хребтов, на передовых хребтах южнее Махачкалы и в районе Пельтиевска (Львов, 1959). Редколесья из можжевельника многоплодного и ряда представителей кальцефильной нагоряо-ксерофитной флоры обнаружены в районе Талгов; в них встречается много эндемичных видов: *Salvia canescens* C. A. Mey., *Convolvulus ruprechtii* Boiss., *Anthemis fruticulosa* M. B., *Matthiola daghestanica* (Conti) N. Busch, *Salsola daghestanica* (Turcz.) Lipsky, *Reseda globulosa* Fisch. et Mey., *Gypsophila capitata* M. B., *Crambe gibberosa* Rupr., *Teucrium canum* Fisch. et Mey. (Львов, 1963а).

Наряду с редколесьями на сухих склонах предгорий сохранились небольшие участки разреженных дубняков, образованных дубом пушистым. Эти насаждения малопроизводительны, возобновление дуба порослевое; в хорошо развитом травяном покрове, кроме лесных и луговых, много степных ксерофитных видов. По таким насаждениям можно проследить этапы деградации от лучше сохранившихся лесков до кустарниковых зарослей типа шибляка.

Основные массивы широколиственных лесов сосредоточены в предгорном Дагестане. На высоте от 500 до 800—1000 м над ур. м. растут прерывистой полосой дубовые, грабово-дубовые, грабовые и дубово-грабовые леса. Они приурочены к горно-лесным коричневым почвам. Лесообразующей породой дубовых лесов является *Quercus petraea*. Вследствие разнообразия экологических условий флора дубняков отличается богатством видового состава. В нижних предгорьях на маломощных щебнистых почвах произрастают порослевые дубовые и сосново-дубовые лески с *Carpinus caucasica* Grossh., *Acer campestre* L., с видами *Crataegus* и другими породами, с ксерофитным травяным покровом. На более влажных местах (понижения, тальвеги) сохранились участки дубняков со значительной примесью граба, ясеня, *Pyrus caucasica* An. Fed., изредка с *Acer hyrcanum* Fisch. et Mey., а в травяном ярусе — с *Allium grande* Lipsky, *A. paradoxum* (M. B.) G. Don, *Primula woronowii* Losinsk., *Corydalis marschalliana* (Pall.) Pers., *Arabis excelsa* Prokh., *Scilla sibirica* Andr., *Dentaria bulbifera* L., *Delphinium macropogon* Prokh.

В верхней части предгорий на более влажных и развитых горно-лесных коричневых почвах в составе дубовых насаждений, помимо дуба скального, появляется *Q. robur*, *Tilia caucasica* Rupr., *Acer platanoides* L., *Taxus baccata* L., *Corylus avellana* L., *Lonicera caucasica* Pall., а в травяном покрове — *Convallaria transcaucasica* Utkin, *Primula macrocalyx* Bunge, *Polygonatum glaberrimum* C. Koch и ряд других мезофитных представителей широколиственных лесов. Насаждения этого пояса наиболее производительные — III, IV бонитета.

Чистых дубовых лесов из скального дуба сохранилось мало, они сменились смешанными — производными. Таковы, например, боярышниковый и можжевелововоробейниковый дубняки. Видимо, то же можно сказать о разнотравно-сосновом, тиссовом, скумпиевом, кизиловом и других дубняках, встречающихся небольшими участками в предгорном Дагестане. Наиболее производительными являются ожиновый и азалиевый дубняки, а наиболее распространенными — сухие злаковые и разнотравные типы дубовых насаждений.

На высоте 700—1200 м над ур. м. дубовые и дубово-грабовые леса постепенно сменяются буковыми насаждениями с буком восточным *Fagus orientalis* Lipsky. Нередко в пределах одного высотного пояса (600—900 м над ур. м) северные и смежные склоны заняты буковыми, буково-грабовыми или грабовыми лесами, а южные — дубовыми или дубово-грабовыми. По глубоким балкам буковые леса опускаются несколько ниже в пояс дубовых лесов. Верхний предел распространения буковых насаждений в предгорном Дагестане 1200—1400 м над ур. м., нередко они подходят к верхней границе леса, смешиваясь с парковыми дубравами или березняками. Буковые насаждения приурочены к бурым горно-лесным, реже перегнойно-карбонатным почвам относительно пологих северных склонов.

В зависимости от высоты над уровнем моря, рельефа, экспозиции, состава почвы, влажности и т. д. распространены различные типы букняков. Среди них на водораздельных склонах встречаются так называемые мертвопокровные насаждения, к лучше освещенным пологим склонам и гребням приурочены буковые леса с овсяницей горной, а местами — азалиевые. На сильно увлажненных почвах ложбин, уступах террас наблюдаются папоротниковые букняки. По берегам рек, балок и на скалистых каменных склонах ущелий сохранились пятна букового леса с тиссом в подлеске. Обычны ясменниковые и смешанные букняки с хорошо развитым подлеском.

Для букняков нижних предгорий, нарушенных рубками, характерен более богатый подлесок из *Svida australis* (C. A. Mey.) Pojark., *Cornus mas* L. и других кустарников. В среднем и верхнем поясах (от 1000 м и выше) буковые леса достигают наилучшего развития, сомкнутости и производительности. В них к буку местами примешиваются *Quercus macranthera* Fisch. et Mey., *Betula litwinowii*, *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Sorbus caucasigena* Kom., *Salix caprea* L., *Acer trautvetteri* Medv. Последний вид обнаружен нами в Казбековском районе (1400 м над ур. м.). Подлесок не развит.

В травяном покрове буковых лесов преобладают мезофитные виды. Наиболее константными являются *Melica picta* C. Koch, *Carex silvatica* Huds., *Asperula odorata* L., *Salvia glutinosa* L., *Tamus communis* L., *Dryopteris filix mas* (L.) Schott., *Primula macrocalyx*, *Poa nemoralis* L., *Polygonatum glaberrimum*, реже встречаются *Aruncus vul-*

garis Raf., *Oxalis acetosella* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Cephalanthera longifolia* (Huds.) Fritsch, *Cicerbita cacaliaefolia* (M. B.) Beauv. и др.

На высоте 1400 (1600) м над ур. м. буковые леса постепенно переходят в послелесные луга, а местами перемежаются со светлыми парковыми дубравами из восточного дуба и березняками. Парковые дубравы и березовые рощи на фоне послелесных и субальпийских лугов сохранились на склонах Гимринского хребта, в Хивском, Казбековском и других районах республики.

В видовом составе хорошо развитого травяного покрова наблюдаются *Aruncus vulgaris* Raf., *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *Primula macrocalyx*, *Luzula subpilosa* Gilib., *Anemone fasciculata* L., *Trollius patulus* Salisb., *Geranium depilatum* (Somm. et Lev.) Grossh., *Betonica grandiflora* Willd., *Anthoxanthum odoratum* L. и другие представители лесной, опушечной и субальпийской флоры.

Следует отметить, что участки букового леса известны в верховьях Аварского и Андийского Койсу. Они несколько отличаются от предгорных букняков видовым составом и структурой (*Daphne glomerata* Lam., *D. mezereum* L., *Rhododendron caucasicum* Pall., *Vaccinium myrtillus*).

Как известно, внутреннегорный Дагестан окружен со всех сторон высокими горными хребтами (Андийским, Салатавским, Гимринским и Карасыртовским), при этом на юге он граничит с высокогорным или альпийским поясом.

Вследствие замкнутости высокими горными хребтами климат внутреннегорного Дагестана отличается резко выраженной сухостью. Влага, испаряемая Каспийским морем, сюда почти не попадает, а ветры западных румбов осаждают влагу в высокогорной зоне. Этим и объясняется резкий перелом в поясной структуре при переходе от предгорного к внутреннегорному Дагестану.

Для внутреннегорного известнякового Дагестана, как отмечают Н. И. Кузнецов (1909, 1910), Чилпкина и Шифферс (1962) и многие другие исследователи, при общем преобладании горно-луговой и горно-степной растительности характерно слабое распространение сосновых и березовых лесов и значительное развитие нагорно-ксерофитной растительности. Кроме того, огромные площади занимают горные скалы, каменистые обнажения и осыпи.

Во внутреннегорном Дагестане на южных склонах сохранились сухие скальные сосновые редколесья с ксерофитным травяным покровом, в составе которого *Salvia canescens*, *Agropyron gracillimum* Nevski, *Salsola daghestanica* (Turcz.) Lipsky, *Thymus daghestanicus* Klok. и другие дагестанские эндемики; имеются участки дубовых (*Quercus petraea*) и грабовых лесов, а также мелкие участки редколесий, в древостое которых, помимо *Pinus sosnovskyi* Nakai и *Quercus petraea*, неожиданно обнаружены деревца *Taxus baccata* — реликта третичного периода.

На северных склонах (550—2400 м над ур. м.) преобладают сосновые насаждения, при этом с высоты 1600 м они сменяются производными березняками, образующими верхнюю границу леса. Интересно отметить, что в районе Араканы, в травяном покрове порослевых березняков, приуроченных к щебнистым известнякам, были обнаружены *Dryas caucasica* Juz., *Primula amoena* M. B. и другие элементы альпийского пояса.

По мере продвижения в высокогорный сланцевый Дагестан климат становится более прохладным, увеличивается количество осадков, в связи с чем меняется характер растительности. Здесь обычны субальпийские и альпийские луга, широко распространены леса, среди которых преобладают сосновые (16.5%) и березовые (18%) насаждения. Встречаются также букняки, дубняки, кленарники, сероольшатники, а из кустарниковых формаций — родореты.

В результате чрезмерных рубок в ряде мест произошла смена коренных насаждений производными. К ним относятся березняки (в поясе сосны), порослевые дубняки, липняки, грабняки, ясенники, осинники и лещинники.

Наиболее значительные лесные массивы сосредоточены в высокогорных районах юго-западного Дагестана в верховьях рек Андийского и Аварского Койсу. Небольшие островки сосновых и березовых лесов встречаются в высокогорном южном Дагестане (в районах Рутула, Лучек, Катрух).

Общие сведения о лесах горного Дагестана даны в ряде работ (Тумаджанов, 1938; Львов, 1964). Более подробно они изучались немногими (Гроссгейм, 1925; Тумаджанов, 1938, 1940).

В типологическом отношении лучше всего изучены сосновые леса Горной Тушетии И. И. Тумаджановым (1938). Им выделены зеленомошники, травяные и сложные сосняки, а также приведены очень интересные суждения о генезисе этих насаждений.

В целом нужно отметить, что в высокогорном Дагестане пояс сосны на северных склонах сменяется (примерно на высоте 2300 м над ур. м.) коренными березняками, которые в свою очередь переходят в березовые криволесья и родореты с *Rhododendron caucasicum*.

Помимо чистых древостоев, большие площади занимают сосняки с примесью *Betula litwinowii*, *Sorbus caucasigena*, *Carpinus caucasica*, *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *A. trautvetteri* Medv., *Quercus macranthera*, *Fagus orientalis* Lipsky. В подлеске наблюдаются *Juniperus oblonga* M. B., *J. sabina* L., *Rhododendron flavum* G. Don, *Daphne glomerata*, *D. mezereum*, *Lonicera caucasica* Pall. Разнообразен травяной покров. В нижнем поясе сосны часто встречаются элементы широколиственных лесов: *Polygonatum glaberrimum*, *Salvia glutinosa*, *Centaurea salicifolia* M. B., *Euphorbia macroceras* Fisch. et Mey., *Poa nemoralis*.

В среднем и верхнем поясах преобладают бореальные виды: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *Oxalis acetosella* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., виды *Pyrola*, изредка *Monotropa hypopithys* L., *Linnaea borealis* Gronov. и многие другие.

Березовые леса обычно перемежаются с сосновыми, нередко возникают на месте вырубленных сосновых насаждений. Нижняя граница березовых лесов проходит на высоте 1500 м, верхняя поднимается до 2500 м, а иногда и выше. Наиболее крупные массивы березняков встречаются в верховьях Андийского и Аварского Койсу, в остальных районах они встречаются мелкими участками на северных склонах. Помимо березы бородавчатой (*Betula verrucosa* Ehrh. или *B. pendula* Roth) и березы Литвинова *B. litwinowii* Doluch., встречается эндемичный вид — береза Радде *B. raddeana* Trautv. В березовых лесах можно встретить также *Sorbus caucasigena*, *Quercus macranthera*, *Carpinus caucasica*, *Tilia cordata*, *Populus tremula* L. В подлеске обычны *Euonymus verrucosus* Scop., *Lonicera xylosteum* L., *Ribes biebersteinii* Berl., *Daphne glomerata* Lam. и др. Травяной покров, особенно на участках с разреженным древостоем, хорошо развит. В его составе многочисленные злаки и субальпийское разнотравье. Верхние пределы березового леса переходят в криволесья, образуя различные сочетания с зарослями рододендрона кавказского.

Под пологом рододендрона весьма обычны *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris robertiana* (Hoffm.) C. Christ., *D. pumila* (Gilib.) V. Krecz., *Oxalis acetosella* L., *Listera cordata* (L.) R. Br. (последний вид впервые обнаружен нами в родоретах окрестностей Бежта Цунтинского района).

Таким образом, наблюдаются различия в видовом составе, а следовательно, и в структуре сосновых, березовых и других типов леса, сланцевого высокогорного и известнякового внутреннегорного Дагестана.

Лишь в сланцевом высокогорном Дагестане растут и не встречаются в известняковом районе: *Acer trautvetteri*, *Rhododendron caucasicum* L., *Rh. flavum*, *Daphne glomerata*, *D. mezereum*, *Juniperus sabina*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Listera cordata* (L.) R. Br., *Dryopteris pumila*, *Monotropa hypopithys* L. и др.

Необходимо отметить, что сосновые и березовые леса, как и кустарниковые заросли рододендрона кавказского, имеют большое противоэрозионное и водоохранное значение. Они являются местом накопления влаги, регуляторами стока и режима горных потоков и рек.

В заключение перечислим главнейшие лесные формации Дагестана.

Лиственные леса

Дубовые леса: а) из дуба черешчатого, б) из дуба пушистого, в) из дуба скального, г) из дуба восточного. Буковые, буково-грабовые, грабовые, ивовые, ольховые, тополевые, осиновые, ясеневые, березовые леса.

Хвойные леса

Сосновые леса (с сосной Сосновского). Аридные редколесья.

Кустарниковые формации

Заросли гребенчука, солянколосника, можжевельников, спиреи, трагакантников, рододендрона кавказского, стелющихся можжевельников.

Литература

Алексеенко Ф. Н. (1906). Ботанические исследования на Кавказе в 1902 году. Тр. Бот. муз. Акад. наук, III. — Бутаев Д. (1913). Леса нагорного Дагестана и *Betula raddeana* Trautv. в них. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 14, 1. — Бутаев Д. (1916). Верхний Гуниб и Гунибская березовая роща. Изв. Кавказск. отд. русск. геогр. общ., 24, 2. — Гаель А. Г., И. В. Каменецкая. (1958). Лесное урочище Ак-Терек на Терских песках. Тр. Инст. леса, 37. — Гроссгейм А. А. (1925). Типы растительности северной части Нагорного Дагестана. Тр. Дагестанск. н.-и. инст. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Добрынин Б. Ф. (1927). Ландшафтные (естественные) районы и растительность Дагестана. — Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. Акад. наук, сер. VIII, физ.-мат. отд., 24, 1. — Кузнецов Н. И. (1910). Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа. Изв. Русск. геогр. общ., 46, 6, 7. — Львов П. Л. (1956). Краткий очерк растительного покрова Дагестана. Уч. зап. Дагестанск. гос. пед. инст., 2. — Львов П. Л. (1959). Фрагменты соснового редколесья в сухих предгорьях Дагестана. Бот. журн., 11. — Львов П. Л. (1960). К характеристике некоторых типов леса предгорного Дагестана. Научн. докл. высш. шк., сер. биолог. науки, 3. — Львов П. Л. (1961). Краткий очерк лесной растительности дельты р. Самур Дагестанской АССР. Бот. журн., 1. — Львов П. Л. (1963а). Фрагменты арчевого редколесья в предгорьях Дагестана. Научн. докл. высш. шк., сер. биолог. науки, 1. — Львов П. Л. (1963б). Очерк лесной растительности окрестностей Али-Тала Буйнакского района Дагестанской АССР. Бот. журн., 12. — Львов П. Л. (1964). Леса

Дагестана. — Т у м а д ж а н о в И. И. (1938). Леса горной Тушетии. Тр. Тбилисск. бот. инст., 5. — Т у м а д ж а н о в И. И. (1940). Бук и буковые леса в Нагорном Дагестане. Тр. Тбилисск. бот. инст., 7. — Ч и л и к и н а Л. Н., Е. В. Ш и ф ф е р с. (1962). Карта растительности Дагестанской АССР. — Ш и ф ф е р с Е. В. (1953). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья.

Дагестанский государственный университет им. В. И. Ленина, г. Махачкала,

(Получено 26 IV 1964).

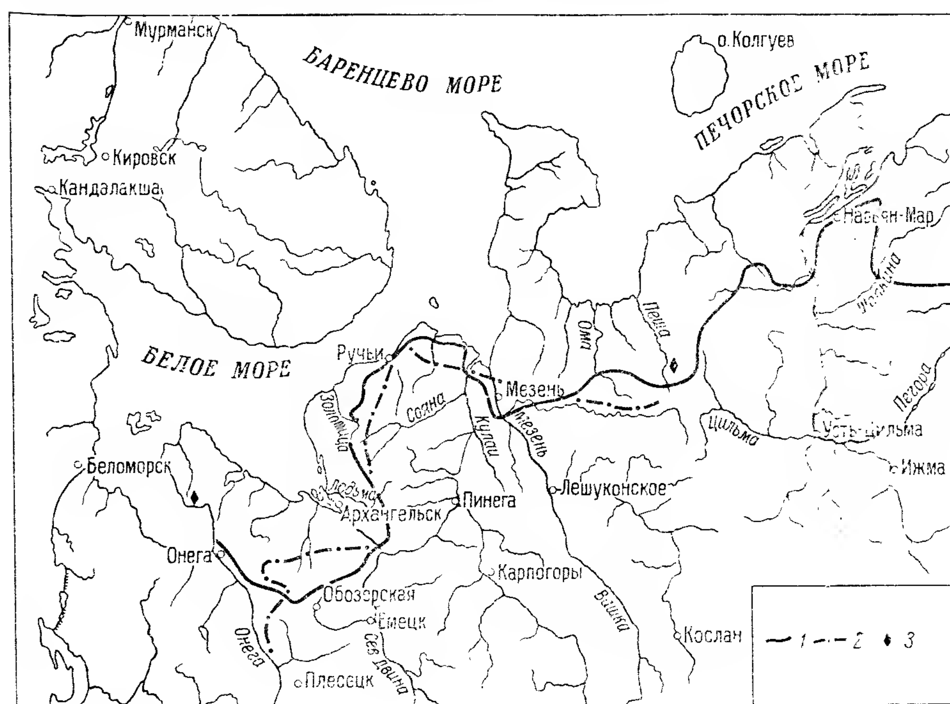
УДК 528.475 : 581.9 (471.11)

В. И. Кашин и А. С. Козобродов

О СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ ЛИСТВЕННИЦЫ В ЛЕСАХ АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 рисунком

Лиственница [1] естественно произрастает в лесах северо-запада европейской части СССР, на Урале, за Уралом и в Западной Сибири до р. Оби.



Северная граница лиственницы в Архангельской области

1 — северная граница ареала лиственницы, по Н. В. Дылису (1938), уточненная по материалам исследований В. И. Кашина и А. С. Козобродова (1949—1964 гг.), по данным лесоустройства (1955—1959 гг.) и по материалам Ю. П. Юдина (1954, 1955); *2* — северная граница распространения карбонатных пород в Архангельской области по Е. П. Брунс и С. Г. Вишняковой (1933) и по данным Северного геологического управления; *3* — островные насаждения лиственницы в пределах рассматриваемого района.

Большинство исследователей связывают распространение лиственницы на Севере с богатством почвы углекислыми и сернокислыми солями кальция (Кеппен, 1885; Ткаченко, 1911; Дылис, 1947, и др.). Однако ряд авторов отмечает ее произрастание на почвах, не содержащих солей кальция (Леонтьев, 1937; Смирнов, 1938, и др.).

[1] Большинство авторов относят лиственницу Архангельской области к широко распространенному виду *Larix sibirica* Ledeb. Другие отделяют ее от сибирского вида под названием *Larix rossica* Rgl. или *L. sukaczevii* Dyl.

По нашим данным, лиственница в большинстве районов Архангельской области встречается на почвах, подстилаемых на небольшой глубине каменноугольными известняками, пермскими мергелями и гипсами. Реже она произрастает на песчаных подзолах в составе сосновых лесов, образуя примесь до 20% и достигая высоты 21—22 м (в вересковых борах бассейна р. Пинеги; в кустарничково-моховых сосняках бассейна р. Вашки, притока р. Мезени; в сосняках-брусничниках около дер. Звоз у р. Северной Двины).

В настоящей работе сделана попытка сопоставить северную границу ареала лиственницы с границей распространения карбонатных пород. На рисунке показана северная граница выхода карбонатных пород по Е. П. Брунс и С. Г. Вишняковой (1933), а также северная граница ареала лиственницы по Н. В. Дылису (1938), уточненная по материалам наших исследований, лесоустроительных отчетов и по сообщениям Ю. П. Юдина (1954, 1955). Северная граница выхода карбонатных пород из-за отсутствия соответствующих материалов приводится только до р. Пеши.

Дылис (1938) считает, что северная граница произрастания лиственницы начинается от дер. Нижмозеро, расположенной на юго-западном берегу Онежского полуострова. По данным Архангельской лесоустроительной экспедиции (1959 г.) и наших исследований, она идет от окрестностей с. Покровского, т. е. расположена на 40 км южнее; около дер. Пурнема на Онежском побережье лиственница встречается в виде изолированного «острова».

Северную железную дорогу граница ареала лиственницы пересекает в районе ст. Пермилово (по Дылису — около ст. Холмогорской), Северную Двину она переходит у устья р. Пинеги. По Дылису, далее северная граница лиственницы идет по Зимнему берегу Белого моря. Данные лесоустройства и Северодвинского лесхоза показывают, что она проходит значительно восточнее (на расстоянии до 60 км от берега).

В Мезенском районе на р. Оме, по материалам Института леса и лесохимии (1958 г.), лиственница отмечена в ее среднем течении за пос. Тарасово, что несколько севернее границы, проведенной Дылисом. От р. Пеши северная граница ареала лиственницы на рисунке приводится по Ю. П. Юдину.

Как видно из рисунка, лиственница часто заходит за северную границу карбонатных пород, но не дальше, чем на 30—50 км. В отдельных местах граница ареала лиственницы проходит южнее крайних выходов карбонатных пород. Таких мест можно указать два — около ст. Пермилово Северной ж. д. и у р. Мезени. Однако в первом случае есть основание считать, что лиственница произрастала к северу от Пермилово у северного выхода известняков. На это указывает топонимика: названия разъезда и озер в том месте связаны с лиственницей.

Литература

А н д р е е в В. Н. (1932). Типы тундр запада Большой земли. Тр. Бот. муз. АН СССР, 25. — Б р у н с Е. П. и С. Г. В и ш н я к о в а. (1933). Карбонатные породы Ленинградской области, Северного края и Карельской АССР. — Д ы л и с Н. В. (1938). О северной границе сибирской лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) в пределах европейской части СССР. Бот. журн., 1. — Д ы л и с Н. В. (1947). Сибирская лиственница. — З а й ц е в Б. Д. (1932). Лес и почвы северного края. — К е п п е н Ф. (1885). Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. Прилож. к Зап. имп. Акад. наук, 50. — Л е о н т ь е в А. М. (1937). Геоботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 2. — С а м б у к Ф. А. (1929). Печорские леса (геоботанический очерк). Тр. Бот. муз. АН СССР, 24. — С м и р н о в В. И. (1938). К вопросу о северо-западной границе распространения сибирской лиственницы. «Природа», 3. — Т к а ч е н к о М. Е. (1911). Леса севера. Тр. по лесн. опытн. делу, XXV. — Т ю л и н а Л. Н. (1928). К эволюции растительного покрова предгорий Южного Урала, I. — Ш р е н к А. (1855). Путешествие к северо-востоку Европейской России через тундры самоедов к северным уральским горам, предпринятое в 1837 году. — Ю д и н Ю. П. (1954). Лиственничные леса. В кн.: Производительные силы Коми АССР. Растительный мир, III, ч. 1. — Ю д и н Ю. П. (1955). Распространение лиственницы между Печорой и Уралом. Изв. Коми филиала Всес. геогр. общ., III.

Архангельский институт леса и лесохимии и Архангельский лесотехнический институт.

(Получено 23 IV 1965).

УДК 581.9 (119) : (471.23)

Т. Д. Колесникова

ПОСЛЕЛЕДНИКОВЫЕ ФЛОРЫ ЮЖНОГО ПРИЛАДОЖЬЯ И КОВАШСКОЙ КОТЛОВИНЫ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С 1 таблицей рисунков

Материал, результаты обработки которого изложены в настоящей статье, был собран автором летом 1964 г. в результате полевых маршрутов по Ленинградской области. Образцы взяты из некоторых естественных разрезов послеледниковых отложений, расположенных близ южного побережья Ладожского озера по рр. Лаве и Сяси и в котловине р. Коваши близ восточного побережья Копорского залива. Некоторые из этих разрезов изучались и ранее методами спорово-пыльцевого и диатомового анализов. Наши данные, основанные на изучении этих отложений методом палеокарпологического анализа, позволяют дополнить и расширить имевшиеся ранее сведения о характере растительности в этот отрезок времени на территории изучавшихся районов.

По мнению большинства исследователей, котловина современного Ладожского озера неоднократно затоплялась водами приледниковых озер и чередующихся с ними морских трансгрессий. После отступления ледника последнего (вюрмского) оледенения котловина Ладожского озера была занята талыми водами приледникового Рыбного или Балтийского ледяного озера, которое, кроме районов Ладожского и Онежского озер, распространялось также почти на всю Прибалтийскую впадину. В дальнейшем Рыбное озеро превратилось в Иольдиевое море, которое было соединено широким проливом с Северным морем, а также соединялось с Белым морем. Иольдиевое море было населено арктической морской фауной, а берега его, по-видимому, были покрыты растительностью, также содержавшей многие арктические виды. В результате продолжавшегося поднятия Балтийского щита и прекращения в силу этого связей с Северным и Белым морями возникло Анциловое озеро. Ладожское озеро вначале было заливом этого озера, а позднее (к концу анцилового времени) превратилось в самостоятельный бассейн. Начавшееся затем опускание местности привело к новой морской трансгрессии и образованию Литоринового моря; воды его покрывали не только территорию современного Финского залива, но и его нынешнюю прибрежную полосу, большей частью довольно узкую (2—4 км шириной), однако местами (в районе Ленинграда, по рр. Нарове и Луге, в Ковашской котловине) значительно расширявшуюся, где в это время существовали более или менее глубокие заливы. Помимо широкой связи Литоринового моря с Северным морем, многие авторы признают также существование его кратковременного соединения с Ладожским озером через приневскую низменность и среднюю часть Карельского перешейка.

Воды Литоринового моря были теплее и солонее, чем воды современного Балтийского моря, что способствовало довольно быстрому распространению вдоль его побережья с запада и юго-запада целого ряда относительно более теплолюбивых растений. Как установлено Айлио (Ailio, 1915), после происшедшего в литориновое время окончательного отделения Ладожского озера от Финского залива и в результате интенсивного поднятия северной части озера оно трансгрессировало в южном направлении и затопило часть своего южного побережья. Именно к отложениям этой Ладожской трансгрессии, по мнению большинства исследователей, принадлежат отложения, вскрывающиеся естественными разрезами по рр. Волхову, Лаве, Сяси и другим в 2—6 км от их устья. Эти отложения содержат в основном пресноводную диатомовую флору и обычно принимаются за озерные. Однако Хюппе (Hyyppä, 1932) считает, что Ладожская трансгрессия была не озерной, а морской, о чем свидетельствует существование единой и хорошо выраженной древней береговой линии, прослеживающейся к югу от р. Невы, начиная от Финского залива до южного берега Ладожского озера: эту береговую линию Хюппе связывает с той стадией существования Литоринового моря, когда оно было соединено с Ладожским озером. Предположению Хюппе о морском характере Ладожской трансгрессии не противоречит и значительная опресненность ладожского бассейна во время этой трансгрессии; существование лишь узкого пролива, связывавшего Ладожский бассейн с Литориновым морем, при наличии таких крупных рек, впадающих в Ладожский бассейн, как Волхов и Свирь, не могло не приводить к значительной опресненности, подобно тому как Финский залив в настоящее время значительно опресняется Невой. О связях Ладожского озера с Литориновым морем косвенно свидетельствует также присутствие на берегах этого озера ряда приморских растений, таких как *Juncus balticus* Willd., *Festuca sabulosa* Lindb. и *Elymus arenarius* L., что отмечалось еще Ю. Д. Цинзерлингом (1925), а в последнее время Е. Г. Победимовой (1964). Появление большинства из этих растений связывается многими исследователями со временем образования Иольдиевого моря, однако очень вероятно, что проникновение некоторых растений продолжалось и во время существования Литоринового моря.

Подробному изложению послеледниковой истории Ладожского озера посвящены работы Айлио (1915), а также К. К. Маркова, В. С. Порецкого и Е. В. Шляпиной (1934).

В Приладожье нами были изучены естественные разрезы послеледниковых отложений Ладожской трансгрессии в низовьях рр. Лавы и Сяси. Один из разрезов на



1 — *Salvinia natans* (L.) All., мегаспоры (увел. 14); *2* — *Tilia cordata* Mill., обломки орешков (увел. 4); *3* — *Corylus avellana* L., орех (натур. вел.); *4* — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., крылатки (увел. 6); *5* — *Najas marina* L. s. str. (=*N. intermedia* Gorski), половинки семян (увел. 5); *6* — *Andromeda polifolia* L., семена (увел. 8); *7* — *Carex pseudocyperus* L., мешочки (увел. 7); *8* — *Betula alba* L., крылатки (увел. 6); *9* — *Pinus silvestris* L., семена (увел. 6); *10* — *Potamogeton* sp., эндокарпии (увел. 9); *11*— *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., косточка (увел. 4); *12* — *Viburnum opulus* L., косточка (увел. 3); *13* — *Cladium mariscus* (L.) Pohl, орешки (увел. 6); *14* — *Potamogeton nodosus* Poir., эндокарпий (увел. 7); *15* — *Eupatorium cannabinum* L., семянки (увел. 7); *16* — *Calla palustris* L., семя (увел. 7); *17* — *Nymphaea alba* L., семя (увел. 9); *18* — *Menyanthes trifoliata* L., семя (увел. 6); *19* — *Quercus robur* L., плюска (увел. 2); *20* — *Frangula alnus* Mill., обломок семени (увел. 4); *21* — *Scirpus radicans* Schkur, орешек (увел. 13); *22* — *Lemna minor* L., семена (увел. 12).

р. Лаве расположен на ее левом берегу у северо-восточной окраины с. Подолье под уступом глинта (Ордовикского известнякового плато). Здесь левый берег р. Лавы сильно подмыт и представляет собой небольшое естественное обнажение, где сверху вниз можно видеть следующие горизонты: 1) почвенно-растительный слой — 0.2 м; 2) суглинок желтовато-бурый с пресноводной фауной — 1.5 м; 3) суглинок голубовато-серый, местами ожелезненный, в нижней части с прослоями среднезернистого серого песка — 1—1.5 м; 4) торф хорошо разложившийся, глинистый, плотный — 0.2 м; 5) песок средне- и крупнозернистый, серый, местами ожелезненный, слоистый — 0.15 м; 6) урез воды. Образцы на палеокарпологический анализ отбирались нами из прослоя глинистого торфа (обр. 1) и подстилающего его песка (обр. 2), причем большая часть образцов из обоих прослоев была промыта на месте в полевых условиях. После окончательной лабораторной обработки образцов из них были выделены следующие растительные остатки.

Образец № 1 содержал: *Salvinia natans* (L.) All. — много мегаспор, *Alisma plantago-aquatica* L. — 2 плодика, *Potamogeton* sp. — 4 эндокарпия, *Zannichellia palustris* L. — 1 плод, *Lemna minor* L. — много семян, *Stellaria palustris* Ehrh. — 3 семени, *Ranunculus repens* L. — 1 плодик, *R. flammula* L. — 2 плодика, *R. sceleratus* L. — 9 плодиков, *Rubus idaeus* L. — 3 косточки, *Cicuta virosa* L. — 1 полуплодик, *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichb. — 10 семян, *Menyanthes trifoliata* L. — 5 семян, *Eupatorium cannabinum* L. — 2 семянки. В образце № 2 были найдены следующие растительные остатки: *Bryales* gen. — 1 веточка, *Salvinia natans* — 5 мегаспор, *Picea abies* (L.) Karst. — 2 семени и хвоя, *Scirpus silvaticus* L. — 5 орешков, *Carex pseudocyperus* L. — 2 мешочка, *Lemna minor* — 11 семян, *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. — 16 орешков, *Urtica dioica* L. — 4 орешка. *Nymphaea alba* L. — 2 семени, *Nuphar luteum* Sm. — 2 семени, *Ranunculus repens* — 3 плодика, *Rubus idaeus* L. — 2 косточки, *Comarum palustre* L. — 1 плодик, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — 1 плодик, *Tilia cordata* Mill. — 1 орешек, *Viola riviniana* Reichb. — 1 семя.

Второе изученное нами обнажение на р. Лаве расположено также на ее левом берегу в 6—8 км ниже первого обнажения немного выше шоссейного моста через реку. Здесь толща тонко- и среднезернистых песков Ладожской трансгрессии разрезается ручьем, впадающим в р. Лаву, в результате чего по обе стороны ручья образовался хороший естественный разрез, содержащий прослои растительного детрита. Из этих прослоев были выделены следующие растительные остатки: *Selaginella selaginoides* (L.) Link — 1 мегаспора, *Salvinia natans* — 3 мегаспоры, *Picea abies* — 6 семян и 1 хвоинка, *Sparganium simplex* Huds. — 7 эндокарпиев, *Potamogeton filiformis* Pers. — 4 эндокарпия, *P. natans* L. — 5 эндокарпиев, *P. perfoliatus* L. — 20 эндокарпиев, *P. pusillus* L. — 2 эндокарпия, *Potamogeton* sp. — 8 эндокарпиев, *Scirpus lacustris* — 37 орешков, *S. silvaticus* — 10 орешков, *S. radicans* Schkuhr — 2 орешка, *Carex pseudocyperus* — 12 мешочков, *C. rostrata* Stokes — 33 мешочка, *C. vesicaria* — 1 мешочек, *Eleocharis palustris* (L.) R. Br. — 5 орешков, *Betula alba* L. — 10 орешков, *Alnus glutinosa* — 11 орешков, *Stellaria palustris* — 1 семя, *Nymphaea alba* — 4 семени, *Nuphar luteum* — 10 семян, *Lemna minor* — 1 семя. *Ranunculus flammula* — 3 плодика, *R. repens* — 1 плодик, *Rubus idaeus* — 7 косточек, *Comarum palustre* — 11 плодиков, *Andromeda polifolia* L. — 10 семян, *Naumburgia thyrsiflora* — 5 семян.

По р. Сяси нами был изучен естественный разрез ее правого берега между с. Сясьские рядки и Сясьстроем в 2—4 км выше впадения р. Сясь в Ладожское озеро. Этот разрез представляет собой непрерывное двухкилометровое обнажение, описанное Марковым (Марков и др., 1934 : 82). Приведенная в этой работе комбинированная диатомовая и пыльцевая диаграмма этого разреза указывает на пресноводный характер диатомовой флоры, хотя в некоторых местах разреза единично встречаются морские и солоноводные виды. Высокое содержание почти по всему разрезу (кроме дюнного песка) пыльцы широколиственных пород и ели позволило Маркову датировать эти отложения суббореальным периодом, примерно соответствующим времени регрессии Литоринового моря. Образцы на палеокарпологический анализ были отобраны нами из прослоев торфа и глинистой гиттии и содержали следующие растительные остатки: *Bryales* gen. — веточка, *Salvinia natans* — 6 мегаспор, *Potamogeton heterophyllus* Schreb. — 6 эндокарпиев, *P. nodosus* Poir. — 1 эндокарпий, *P. pusillus* — 8 эндокарпиев, *P. trichoides* Cham. et Schlecht. — 1 эндокарпий, *Eleocharis palustris* — 4 орешка, *Carex pseudocyperus* — 1 мешочек, *Calla palustris* L. — 1 семя, *Alnus glutinosa* — много орешков, *Corylus avellana* L. — 1 орех, *Nymphaea alba* — 1 семя, *Nuphar luteum* — 1 семя, *Ranunculus flammula* — 3 плодика, *Rubus idaeus* — 3 косточки, *Comarum palustre* — 4 плодика, *Hippuris vulgaris* — 3 плода, *Menyanthes trifoliata* — 5 семян.

Другой район с изучавшимися нами разрезами — Ковашская котловина — является довольно большим понижением, которое глубоко вдается внутрь континента к востоку от Копорского залива (часть Финского залива). Это понижение покрывалось в прошлом водами Литориновой трансгрессии и в настоящее время ограничено со всех сторон, кроме побережья, следами хорошо выраженной древней береговой линии. С востока на запад в продольном направлении котловину пересекает р. Коваши, впадающая в Копорский залив. По берегам этой реки расположен целый ряд хороших естественных обнажений, отличающихся большим постоянством геологического строения. Большая часть этих обнажений имеет горизонт гиттии или плотного глинистого торфа, содержащий наряду с пресноводными ряд характерных литориновых солоноводных форм диатомовых водорослей и характеризующийся атлантическим или суббореальным пыльцевым спектром (Марков и др., 1934). Подробное описание этих разрезов имеется в цитируемой работе Маркова.

Первое из исследовавшихся нами обнажений Ковашской котловины расположено на левом берегу р. Коваши, ниже железнодорожного моста через реку, у западной окраины с. Старое Калище. Здесь из толщи серой озерной гиттии, залегающей под дюнным песком, нами были определены следующие растительные остатки: *Picea abies* — 1 семя, *Potamogeton pectinatus* L. — 1 эндокарпий, *P. perfoliatus* — 1 эндокарпий. *Najas marina* L. s. str. (=*N. intermedia* Gorski) — много семян, *Cladium mariscus* (L.) Pohl. — 2 орешка. Второе изученное нами обнажение расположено выше, в 1.5—2 км от первого, на левом берегу реки. Из плотного глинистого торфа, обнажающегося здесь вплоть до уреза воды, нами были определены следующие растительные остатки: *Picea abies* — 10 семян, *Potamogeton heterophyllus* Schreb. — 4 эндокарпия, *P. natans* — 2 эндокарпия, *Najas marina* — половинка семени, *Alisma plantago-aquatica* L. — 1 семя. *Scirpus lacustris* — 5 орешков, *Carex vesicaria* — 6 мешочков, *Alnus incana* (L.) Moench 6 орешков, *A. glutinosa* — 7 орешков, *Quercus robur* L. — плюска, *Polygonum lapathifolium* L. — 1 орешек, *Nuphar luteum* — 4 семени, *Nymphaea alba* — 5 семян, *Ranunculus repens* — 11 плодиков, *Thalictrum lucidum* L. — 5 плодиков, *Comarum palustre* — 2 плодика, *Filipendula ulmaria* — 2 плодика, *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. — 1 косточка, *Frangula alnus* Mill. — обломок семени, *Tilia cordata* — обломки орешков. *Myriophyllum verticillatum* L. — 2 плода, *Viburnum opulus* L. — 1 семя, *Lycopus europaeus* L. — 3 орешка. Третье изучавшееся нами обнажение на р. Коваши расположено на правом берегу реки, между селами Старым и Новым Калищем, но ближе ко второму. Из толщи плотного глинистого торфа мощностью 1—1.5 м, вскрывающегося на урезе воды, были выделены следующие растительные остатки: *Bryales* gen. — веточка, *Picea abies* — 3 семени, *Pinus silvestris* L. — хвоя, *Potamogeton natans* — 1 эндокарпий. *P. perfoliatus* — 2 эндокарпия, *Scirpus silvaticus* — 3 орешка, *Carex vesicaria* — 1 мешочек, *Najas marina* — 1 семя, *Betula alba* L. — 1 орешек, *Alnus incana* — 4 орешка. *Polygonum lapathifolium* — 1 орешек. *Nuphar luteum* — 1 семя, *Thalictrum lucidum* — 1 плодик, *Ranunculus repens* — 1 плодик, *Filipendula ulmaria* — 1 плодик, *Rubus idaeus* — 4 косточки, *Padus racemosa* — 1 косточка, *Myriophyllum verticillatum* — 1 плодик, *Menyanthes trifoliata* — 9 семян.

Как видно из приведенных списков, изученные нами ископаемые флоры содержат в основном лесные и водноболотные виды и в настоящее время распространенные на территории Ленинградской области. Наряду с такими хвойными лесообразующими породами, как ель и сосна, в ископаемых флорах присутствуют породы широколиственных лесов — липа (*Tilia cordata*), дуб *Quercus robur* и орешник *Corylus avellana*. (см. таблицу, *2*, *3*, *19*). Эти широколиственные породы в настоящее время распространены по области довольно спорадично, главным образом на известняках силурийского плато и в долинах таких крупных рек, как Волхов и Луга. Их присутствие в изученных послеледниковых флорах говорит о том, что климат того времени был во всяком случае не холоднее современного. Кроме того, в составе изученных флор имеются виды. в настоящее время отсутствующие в Ленинградской области или встречающиеся только в ее южной части, довольно далеко от исследовавшихся районов. К таким видам принадлежат *Salvinia natans*, *Potamogeton nodosus*, *Potamogeton* sp. и *Cladium mariscus* (см. таблицу, *1*, *10*, *13*, *14*). Мегаспоры водного папоротника сальвинии — *Salvinia natans* обнаружены в большом количестве во всех изученных нами обнажениях южного Приладожья. Из послеледниковых отложений северо-запада европейской части СССР они до сих пор не были известны. Впервые они приводятся нами (еще не опубликованные данные) из отложений берегового вала Литоринового моря у с. Извоз на р. Луге, где встречаются также остатки водяного ореха *Trapa natans* L. В настоящее время северная граница сальвинии в пределах европейской части СССР проходит с запада на восток через южную Литву, южную Белоруссию, Московскую, Владимирскую, Горьковскую и Кировскую (южные районы) области, т. е. значительно южнее и восточнее Ленинградской области. Ископаемые находки этого вида были известны ранее, главным образом из межледниковых и раннечетвертичных отложений многих районов европейской части СССР, а также из более молодых позднечетвертичных отложений юга европейской части СССР. Находки сальвинии в отложениях Ладожской трансгрессии несомненно представляют большой интерес, так как они говорят о том, что Ладожская трансгрессия, даже если она и не была частью морской Литориновой трансгрессии, во всяком случае совпадала по времени с климатическим оптимумом послеледниковья. Таким образом, этот водный папоротник в Литориновое время послеледниковья успел продвинуться вдоль южного побережья Балтийского моря и Ладожского озера по меньшей мере до устья р. Сяси, но позднее был полностью уничтожен наступившим похолоданием климата. То обстоятельство, что макроспоры сальвинии довольно часто встречаются в отложениях литоринового времени, позволяет считать ее наряду с водяным орехом одной из руководящих форм этого отрезка послеледниковья.

Рдест — *Potamogeton nodosus*, найденный нами в обнажении правого берега р. Сяси, в настоящее время имеет значительно более южный ареал, очень сходный с ареалом *Salvinia natans*. Он широко распространен в Средней и Южной Европе, а на территории европейской части СССР указывается только для более южных районов. доходя на севере до Рязанской области и Литовской ССР. Представляет интерес также находка в обнажениях р. Лавы (южнее Приладожье) эндокарпиев еще одного из видов рдеста, названного нами в списках «*Potamogeton* sp». Эндокарпии этого рдеста хорошо отличаются от эндокарпиев всех видов рдестов, встречающихся в настоящее время в Ленинградской области; они обнаруживают очень большое сходство с эндокарпиями вида, описанного П. И. Дорофеевым (1963) под названием «*Potamogeton* sp.$_3$» из рисс-вюрмских отложений Белоруссии. Эти эндокарпии имеют вогнутое брюшко

с сильно втянутой верхней и выдающейся наружу нижней половиной, длинный нитевидный столбик и плоские бока с характерной продольной исчерченностью; стенки эндокарпия тонкие, почти кожистые. К сожалению, найти соответствующего аналога этому виду среди современных видов нам не удалось.

Cladium mariscus (меч-трава) из сем. *Cyperaceae*, найденный нами в обнажении Ковашской котловины, в настоящее время на территории европейской части СССР встречается весьма спорадично по заболоченным берегам озер и на сплавинах и, по-видимому, не плодоносит. Наиболее северные его местонахождения в пределах европейской части СССР известны из Эстонской ССР, Ленинградской области и Татарской АССР. Другие виды этого рода, за исключением относительно недавно описанного из Закавказья вида *C. grossheimii* Pobed., распространены главным образом в тропических и субтропических странах обоих полушарий. Единственное и несомненно реликтовое местонахождение *C. mariscus* в Ленинградской области — оз. Омчино близ г. Луги, расположенное значительно южнее Ковашской котловины. Интересно отметить, что по берегам этого озера и до настоящего времени сохранилось большое количество реликтовых растений, например *Carex paniculata* L., *Liparis loeselii* (L.) L. C. Rich., *Saxifraga hirculus* L. и др. В ископаемом состоянии плоды *Cladium mariscus* известны из рисс-вюрмских отложений Ярославской области (Горлова, Сукачев и Чижиков, 1958) и Белоруссии (Дорофеев, 1963). Из третичных миоценовых отложений Белоруссии Дорофеевым (1960) описаны *C. macrocarpum* Dorof. и *C. europaeum* Dorof., близкие к *C. reidiorum* Nikitin, виду, описанному ранее П. А. Никитиным (1948) из третичных отложений Западной Сибири. Все эти виды хорошо отличаются по строению орешков от современного вида *Cladium mariscus*, характерного и для ископаемых четвертичных флор.

Среди отмеченных нами в исследовавшихся обнажениях видов заслуживает внимания также находка семян *Najas marina* L. s. str. в обнажениях Ковашской котловины (см. таблицу, *5*). Этот вид в его узком понимании (Колесникова, 1965) в настоящее время распространен вдоль северного морского побережья Европы от Финского залива до Великобритании и Франции, а также вдоль атлантического побережья Северной Америки, где он встречается почти исключительно в солоноватых водоемах лагунного типа или в морских мелководных заливах. Находка семян этого вида в послеледниковых отложениях Ковашской котловины подтверждает существующее предположение о наличии здесь в прошлом залива Литоринового моря. Отсутствие же этого вида в изученных нами отложениях Ладожской трансгрессии говорит о значительно меньшей солености вод этой трансгрессии, что, однако, не противоречит возможному существованию в это время связей Ладожского бассейна с Литориновым морем.

О принадлежности изученных отложений к наиболее теплому периоду послеледникового времени говорит и присутствие в них таких относительно теплолюбивых видов, как *Potamogeton trichoides* и *Eupatorium cannabinum*. Оба эти вида в настоящее время лишь крайне редко встречаются в Ленинградской области, а в изучавшихся нами районах вовсе отсутствуют. Большое количество в образцах семян ряски *Lemna minor* (см. таблицу, *22*), в настоящее время в северных районах европейской части СССР не только не плодоносящей, но и весьма редко цветущей, также указывает на климат, значительно более теплый, чем современный.

Некоторый интерес представляет находка *Selaginella selaginoides* в одном из обнажений южного Приладожья по р. Лаве, которая, хотя и не может быть причислена к вышеупомянутым теплолюбивым видам, но тем не менее весьма характерна для межледниковых эпох плейстоцена, где она встречалась вместе с целым рядом теплолюбивых видов. В южном Приладожье в настоящее время ее нет, а ближайшими ее современными местонахождениями являются: северо-восточная часть Карельского перешейка к востоку от озера Отрадного, северное побережье Ладожского озера, Эстонская ССР и Вологодская область.

На основании всего вышеизложенного изучавшиеся нами ископаемые флоры, несмотря на присутствие в них видов, и в настоящее время широко распространенных в пределах Ленинградской области, несомненно следует относить к наиболее теплому периоду послеледниковья. На это указывает присутствие в исследовавшихся нами образцах таких относительно теплолюбивых, ныне отсутствующих в Ленинградской области видов, как *Salvinia natans*, *Potamogeton nodosus*, *Potamogeton* sp. и *Cladium mariscus*, а также остатков таких представителей широколиственных пород, как липа, дуб и орешник; хотя эти породы и известны в современной флоре Ленинградской области, но встречаются в настоящее время довольно редко, являясь реликтами некогда более широко распространенных здесь широколиственных лесов. Очень вероятно, что изучавшиеся нами отложения Литориновой трансгрессии в районе Ковашской котловины и Ладожской трансгрессии в южном Приладожье являются одновозрастными или почти одновозрастными, о чем говорит большое сходство ископаемых флор этих районов, хотя воды Ладожской трансгрессии, по-видимому, были значительно более опресненными.

Литература

Горлова Р. Н., В. Н. Сукачев и Н. В. Чижиков. (1958). Новые данные к флоре неоплейстоцена. ДАН СССР, 123, 5. — Дорофеев, П. И. (1960). О третичной флоре Белоруссии. Бот. журн., 10. — Дорофеев П. И. (1963). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. Матер. по

истории флоры и растит., 4. — Колесникова Т. Д. (1965). Современное и прошлое распространение видов рода *Najas* в СССР и их значение для палеогеографии четвертичного периода. Бот. журн., 2. — Марков К. К., В. С. Порецкий и Е. В. Шляпина. (1934). О колебаниях уровня Ладожского и Онежского озер в послеледниковое время. Тр. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 4. — Никитин П. А. (1948). Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска. ДАН СССР, 61, 6. — Победимова Е. Г. (1964). О приморских элементах флоры побережий Ладожского озера. Бот. журн., 10. — Цинзерлинг Ю. Д. (1925). Растения морских побережий на берегах озер северо-запада СССР. Журн. Русск. бот. общ., 10. 3—4. — Ailio J. (1915). Die geographische Entwicklung des Ladogasees in postglazialer Zeit. Fennia, 38. — Hyyppä E. (1932). Die postglazialen Niveauverschiebungen auf der Karelischen Landenge. Fennia, 56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 IV 1965).

УДК 582.53 : 581.9 (471.11)

Г. Г. Постовалова

О НАХОЖДЕНИИ *ELODEA CANADENSIS* MICHX. В АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Elodea canadensis, попав в Россию в конце прошлого столетия, стала быстро распространяться по территории страны. Обладая исключительно сильно выраженной способностью к вегетативному размножению, этот водный «сорняк» стал завоевывать все новые и новые пространства. Особенно быстро она увеличивала свой ареал в южном и восточном направлениях. Продвижение ее на север шло значительно медленнее, вероятно потому, что климатические условия там менее благоприятны для роста и размножения элодеи.

Мы не будем останавливаться на вопросе о распространении элодеи по всей территории СССР; об этом в литературе имеется много данных. Достаточно сказать, что в настоящее время она достигла на юге — Черного моря, а на востоке — берегов Японского моря. Об элодее на севере европейской части СССР имеются лишь ограниченные данные, касающиеся распространения ее главным образом в Вологодской и в Архангельской областях. Опубликованные материалы далеко не полностью охватывают все имеющиеся ее местонахождения.

На основании литературных данных и гербарных материалов, имеющихся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР и в Коми филиале АН СССР, для севера европейской части СССР можно привести лишь несколько местонахождений.

Первые нахождения *E. canadensis* в северных областях европейской части СССР были известны еще в 30-х годах нашего столетия. Все они приурочены к Вологодской и к югу Архангельской областей. Имеется, правда, указание К. В. Доброхотовой (1940) на то, что элодея с 1910 г. регистрировалась на территории России от Архангельска до северного Кавказа и от западной границы СССР до Тюмени. По всей вероятности, ею допущена неточность. Упоминая о нахождении *E. canadensis* под Архангельском, она, во-первых, не делает ссылку на источник, из которого взяты эти данные, а во-вторых, эти местонахождения были бы известны И. А. Перфильеву — автору «Флоры Северного края», вышедшей в 1934 г.

Впервые в северных районах европейской части СССР элодея была собрана А. П. Шенниковым в 1932 г. В большом изобилии она обнаружена в Плесецком районе, близ ст. Обозерская Северной ж. д., в р. Ваймуга. В 1934 г. во «Флоре Северного края» Перфильев указывает два местонахождения элодеи: р. Содима, близ г. Кадникова, и р. Пельшма. В 1937 г. стало известно еще одно местонахождение *E. canadensis* — Архангельская область, Котласский район, Шипицининский сельсовет, в р. Щербениха (Шенников). В 1940 г. Карев указал на нахождение элодеи в пойме Сев. Двины (Архангельская область, Черевковский район, совхоз Черевково, левый берег Сев. Двины, в водоемах поймы).

В 1964 г. нами зарегистрировано еще несколько местонахождений *E. canadensis* в Архангельской области. На появление элодеи под Архангельском указал заведующий отделом природы Архангельского краеведческого музея А. А. Гасконский. Им в 1948 г. элодея была обнаружена на ст. Бакарица (левый берег Сев. Двины). В одной из многочисленных там речек, типа полоев, Гасконский обнаружил тогда всего два кустика элодеи. В 1956 г. в одном из соседних небольших речных протоков, там же в Бакарице, была отмечена элодея, заселившая уже метров на шесть всю прибрежную полосу на протяжении многих десятков метров. В том же году она была обнаружена в старых карьерах Юросского кирпичного завода (окрестности Архангельска, правобережье Сев. Двины).

Посетив в 1964 г. эти места, мы видели много старых карьеров, сплошь заросших цветущей элодеей. Почти во всех обследованных водоемах было отмечено полное отсутствие других водных растений. В этом же году были произведены сборы водных растений на Вавчугском озере (правый берег Сев. Двины, в 9 километрах вниз по течению реки от устья р. Пинеги). Среди обширных зарослей *Nymphoides peltatum*,[1] *Sagittaria sagittifolia*, *Nuphar luteum*, *Potamogeton perfoliatus*, *Hydrocharis morsus-ranae* и других растений в западной части озера было найдено несколько экземпляров *E. canadensis*. Интересно, что в один из предыдущих годов Гасконский, побывав на этом озере, отметил большое изобилие элодеи. Подобное явление периодичности в ее развитии, смена периодов необыкновенно пышного развития и угасания, отмечалось ранее некоторыми авторами (Никитинский, 1925 г.; Менкель-Щапова, 1930, и др.).

Как видно из изложенного, до 1964 г. в пойме р. Сев. Двины было обнаружено всего несколько пунктов нахождения *E. canadensis*, приуроченных главным образом к верхней и нижней частям бассейна реки. Отсутствие же данных о ней со среднего течения Сев. Двины можно было объяснить лишь неполнотой сборов.

Дальнейшие работы в июле—августе 1965 г. в пойме р. Сев. Двины выявили еще несколько местонахождений *E. canadensis*, имеющихся в среднем и нижнем течении реки.

1. Архангельская обл., Верхне-Тоемский р-н. Левый берег р. Сев. Двины (против с. Верхняя Тойма). Озера, расположенные в пойме реки. 5 VII 1965.
2. Красноборский р-н, правый берег р. Сев. Двины (против пос. Черевково). Мелкие озера, расположенные в 300 м от реки. В изобилии. 20 VII 1965.
3. Холмогорский р-н. С. Емецк. Большое количество озер, расположенных на Емецком Лугу.[2] 25 VII 1965.
4. Холмогорский р-н. Д. Шидозеро. Большие заросли вдоль берегов озера. 4 VII 1965.
5. Холмогорский р-н. Ельничный Луг (в 15 км от с. Емецк вниз по течению р. Сев. Двины). В изобилии. 25 VII 1965.
6. Холмогорский р-н. Д. Сия (в 22 км на сев.-запад от с. Емецк. Сийские озера). 29 VII 1965.
7. Г. Архангельск. Кегостров. Небольшие озера, расположенные в восточной части острова. 8 VIII 1965.

Литература

Белозеров П. И. (1956). К вопросу о распространении на север элодеи канадской. Бот. журн., 2. — Доброхотова К. В. (1940). О распространении элодеи — *Elodea canadensis* (L.). C. Rich. и ее появление в дельте Волги. Научно-методич. зап. Главн. упр. по заповедн., 7. — Лепилова Г. К., В. К. Чернов. (1935). К вопросу об интенсивности распространения *Elodea canadensis*. Тр. Бородинск. биолог. станц., 7, 8. — Менкель-Щапова Т. (1930). Исследование водной и прибрежной растительности Косинских озер. Тр. Косинск. биолог. станц., 11. — Перфильев И. А. (1934). Флора Северного Края, ч. 1. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. — Флора Ленинградской области. (1955). I. — Флора СССР. (1934). I.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 25 VI 1965).

УДК 581.9 (571.63)

З. Г. Валова

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИДЫ РАСТЕНИЙ НА ЮГЕ ХАСАНСКОГО РАЙОНА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

С 1 рисунком

Во время полевых исследований в 1960—1963 гг. на юге Хасанского района Приморского края был найден в нескольких пунктах одуванчик с белыми цветками, оказавшийся при определении новым для флоры СССР видом — *Taraxacum koreanum* Nakai. В этом же районе отмечены и описаны растительные группировки с участием также нового для СССР вида лапчатки Клейна — *Potentilla kleineana* Wight, — впервые найденного Д. П. Воробьевым и Г. Э. Куренцовой (гербарий Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР).

Одуванчик корейский — *Taraxacum koreanum* Nakai — многолетнее растение из сем. *Compositae* — отличается от других дальневосточных видов одуванчиков белыми цветками. Накаи (Nakai, 1952) отмечает его как эндем северной части п-ова Кореи. В СССР впервые собран нами на юге Хасанского района, в окрестностях с. Янчихе в мае 1960 г.

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР».

[2] В некоторых озерах, сплошь заросших *E. canadensis*, наблюдалось отсутствие других высших водных растений.

В 1960—1963 гг. одуванчик корейский отмечен еще в нескольких пунктах этого же района в различных травяных сообществах. Кратко охарактеризуем последние.

1. В пойме р. Янчихе, севернее с. Нижняя Янчихе, близ дороги на выбитом пастбище с вейниково-разнотравным травостоем, в котором преобладает репяшок *Agrimonia pilosa* Ledeb., рассеянно встречается вейник Лангсдорфа *Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin., единично — полынь обыкновенная *Artemisia vulgaris* sl. l. и одуванчики — лапландский и корейский (*Taraxacum lapponicum* Kihlm. ex Hand.-Mazz. и *T. koreanum* Nakai).

2. В пойме р. Янчихе, юго-восточнее с. Нижняя Янчихе, близ дороги, у подножья южного склона в разнотравно-арундинелловом травостое. В нем обильна арундинелла *Arundinella anomala* Steud., рассеянно встречаются одуванчик корейский, полынь обыкновенная и репяшок, единично — одуванчик монгольский, лапчатка Клейна, полынь Гмелина *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm.

3. В пойме р. Янчихе, южнее с. Нижняя Янчихе, на хорошо дренированном участке в мискантусовом травостое с *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack. Одуванчик корейский встречается единичными экземплярами.

4. В долине р. Янчихе в разнотравном травостое на речной террасе на территории центральной усадьбы Посьетского совхоза.

5. В долине р. Гладкой на речной террасе, севернее села Зайсановка, близ шоссе у подножья юго-восточного склона в разнотравно-вейниковом травостое.

6. На п-ове Краббе, западнее бухты Миноносок, на шлейфе южного склона и на восточной стороне оврага в полынно-разнотравном травостое. В составе травостоя: *Vicia unijuga* A. Br., *Thalictrum simplex* L., *Ranunculus japonicus* Thunb., *Aster tataricus* L. f., *Potentilla fragarioides* L., *Miscanthus purpurascens* Anderss., *Spodiopogon sibiricus* Trin.

7. На лугу морской террасы близ оз. Нюндыпты.

Во всех отмеченных местопроизрастаниях одуванчик корейский встречается в фитоценозах единично или рассеянно. Этот вид очень декоративен благодаря крупным, до 5 см в диаметре, белым соцветиям и тонким резным ярко-зеленым листьям (см. рисунок). Цветет в мае. Одуванчик корейский следует рекомендовать для озеленения.

Одуванчик корейский *Taraxacum koreanum* Nakai.

Лапчатка Клейна *Potentilla kleineana* Wight — многолетнее травянистое растение из сем. *Rosaceae*, от других видов лапчаток отличается 5-пальчатыми листьями на лежачих стеблях. Цветет она в начале июня.

Ареал этого вида лапчатки охватывает тропические страны — всю Индию до Цейлона, о. Яву и страны юго-восточной Азии: Японию, Китай п-ов Корею (Комаров, 1950). В СССР найдена в 1949 г. Воробьевым и Куренцовой у с. Заречье Хасанского района Приморского края, на озерной террасе.

За пределами юга Хасанского района этот вид лапчатки собран лишь однажды — у с. Борисовки на р. Шуфан Г. Э. Куренцовой и И. Т. Ивановой в 1951 г. (Гербарий ДВ филиала СО АН СССР).

Нами лапчатка Клейна отмечена и собрана во многих пунктах южной части Хасанского района. Обильна она в вейниково-мискантусовых, разнотравно-мискантусовых и осоково-вейниковых травостоях на влажных лугах, на речных террасах и в поймах рр. Янчихе (окрестности с. Нижняя Янчихе и пос. Краскино), Фаташи, Черухе, Пакшпкори (близ с. Лебединого). Образует густые заросли на бывших проселочных дорогах и старых залежах.

Приведем состав травостоя группировки с участием лапчатки Клейна в пойме р. Черухе, южнее с. Дюнсой. Описание от 20 мая 1963 г. Обильно: *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack., *Potentilla kleineana*; рассеянно: *Potentilla fragarioides* L.; единично: *Poa palustris* L., *Achyrophorus ciliatus* (Thunb.) Sch.-Bip., *Vicia amoena* Fisch., *Calamgrostis langsdorfii* L., *Hierochloe odorata* (L.) Whahl., *Viola manshurica* W. Beck., *Aster tataricus* L. f.

Литература

Комаров В. Л., (1950). Флора Маньчжурии, ч. II. Избр. соч., IV. — Nakai T. (1952). A synoptical sketch of Korean Flora. Bull. Nat. Sci., 31 : 41.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного филиала СО АН СССР,
г. Владивосток.

(Получено 5 III 1964).

УДК 582.623 (571.61)

Е. С. Зархина

ТОПОЛЬ ДУШИСТЫЙ *POPULUS SUAVEOLENS* FISCH. В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕГО АМУРА

С 1 рисунком

Тополевые леса на Дальнем Востоке — одна из наименее изученных растительных формаций. Геоботанические и лесоводственно-ботанические описания имеются для тополевников Чукотского национального округа, Магаданской и Сахалинской областей, северных районов Хабаровского края (Гожев, 1934; Сочава, 1934; Городков, 1935; Тюлина, 1936; Недригайлов, 1936; Кабанов, 1940 Стариков и Дьяконов, 1954, 1955; Васильев, 1956; Стариков, 1958, 1961). Западная часть Дальнего Востока, Амурская область, охватывающая обширную (более 36 млн га) территорию бассейна верхнего Амура, почти совершенно в этом отношении не исследована. Между тем она отличается весьма своеобразными природными условиями и особо интересна в ботаническом отношении, так как лежит «на стыке» четырех флористических областей: восточно-сибирской (якутской), охотско-камчатской, маньчжурской и монголо-даурской.

Авторы обзорных флористических работ прошлого века — Р. К. Маак (1859), Г. Е. Грум-Гржимайло (1894) и другие — отмечали присутствие *Populus suaveolens* Fisch. в пойме верхнего Амура обычно в виде групп и единичных деревьев. В капитальном труде В. Л. Комарова (1950) «Флора Маньчжурии» *P. suaveolens* на территории Амурской области отмечен также только в пойме Амура, однако автор считает его «довольно обыкновенным деревом на всем протяжении» Маньчжурской флористической области. В той же работе Комаров коротко останавливается на характере расселения этого вида. Я. Я. Васильев (1938) указал для бассейна верхнего Амура места сборов вида, определенного им как *P. maximowiczii* A. Henry.

Все перечисленные публикации касаются вопросов систематики тополей и особенностей их расселения, в основном в пойме р. Амур. О тополевых лесах Амурской области сведений почти нет: они ограничиваются неполным описанием отдельного тополево-ивового насаждения, приведенным А. П. Тильбой (1955 г.) в статье «Растительный покров бассейна Селемджи», и материалами лесоустройства для 4% общей площади тополевников области.

В 1960—1963 гг. Амурская лесная опытная станция Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства провела натурное обследование и изучение насаждений с участием тополя в поймах верхнего Амура и всех основных его притоков (включая крупные притоки второго и третьего порядка). Полученные материалы использованы в настоящей статье.

Данные многочисленных натурных наблюдений, сборов, зарисовок и фотографий в сопоставлении с имеющимися русскими, японскими и китайскими диагностическими описаниями и гербарными образцами Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР, Ленинградской лесотехнической академии им. С. М. Кирова, а также результаты 4-летних наблюдений за коллекционными экземплярами дальневосточных тополей различных репродукций (высаженными на территории Амурской лесной опытной станции) позволяют заключить, что *P. suaveolens* — единственный вид тополя (исключая осину), естественно произрастающий на территории Амурской области. Он значительно варьирует здесь по морфологическим признакам и фенологии как в пределах одного климатического района, так и в одном и том же насаждении или группе деревьев (различия наблюдаются даже в пределах кроны одного дерева), но всегда сохраняет при этом типичные признаки вида.

Весьма характерно для местного *P. suaveolens* многообразие форм листовой пластинки. Среди многочисленных вариантов ее изменчивости некоторые напоминают листовую пластинку *P. maximowiczii* (почти гладкая поверхность, заметное опушение краев и нервации, поздние сроки опадения), другие — листовую пластинку *P. ko-*

reana Rehd. (крупные размеры, кожистость, резко шагреневая поверхность). Листья того и другого типа отмечены у *P. suaveolens* в самых различных климатических зонах области: по р. Зее — 51 и 55° с. ш., на островах средней Селемджи — между 52 и 53° с. ш., в поймах рр. Буреи и Архары — 49—50° с. ш. на отдельных деревьях и отдельных ветвях деревьев, находящихся в группах типичного *P. suaveolens* и одновозрастных с ними. Эти деревья сохраняют основные признаки *P. suaveolens*, что исключает сомнения в их видовой принадлежности. В. Л. Комаров (1950), отмечая способность этого вида к сильному варьированию листовой пластинки, подчеркивал. что формы листа в данном случае «не служат указанием на какие-либо расовые свойства». Другие морфологические признаки *P. suaveolens*, значительно варьируя на отдельных деревьях или ветвях, также иногда сближаются с признаками *P. maximowiczii* и *P. koreana*: в первом случае отмечены желтовато-серые слегка граненые побеги, плотные веретеновидные малоароматичные почки, во втором — темно-красные цилиндрические побеги, рыхлые сильноароматичные почки. Очевидно, в этой части ареала отдельные черты сходства с *P. maximowiczii* или *P. koreana* столь же характерны для *P. suaveolens*, как все другие варианты его изменчивости. Между тем благодаря варьированию морфологических признаков *P. suaveolens* определение отдельных гербарных образцов этого вида нередко бывает неверным.

Указание Я. Я. Васильевым для бассейна верхнего Амура *P. maximowiczii* A. Henry. на наш взгляд, ошибочно и вызвано слабой изученностью *P. suaveolens* в местных условиях. Возможно, впрочем, существование переходных форм на крайнем юго-востоке бассейна, в районе распространения маньчжурской флоры (поймы Архары и нижней Буреи), где отдельные признаки *P. maximowicizii* выражены наиболее ярко и у значительного количества экземпляров (преимущественно молодых).

Распространение *P. suaveolens* в бассейне верхнего Амура не имеет климатических ограничений. Однако на большей части этой территории он встречается лишь в виде примеси в насаждениях других пород или в виде отдельных групп, куртин и одиночных деревьев в кустарниковых зарослях и на залуженных площадях. Массивные леса тополь образует только в северных районах области, в пределах климатической зоны с гидротермическим коэффициентом не менее 2.0, со среднегодовой температурой не выше —4—5°, со среднегодовой суммой осадков не менее 500—600 мм. В первую очередь это связано со спецификой семенного размножения тополя, требующего очень высокой влагообеспеченности в период прорастания семян и укоренения сеянцев. Кроме того, более высокая долговечность тополя в северных районах. отсутствие буйного травостоя и быстрорастущих лиственных пород теплых климатических зон способствует здесь сохранению сомкнутых тополевников до возраста 100—150 лет, тогда как в южных районах их разрушение начинается с 30—40 лет.

Как показывает опыт местных посадок, *P. suaveolens* способен расти в самых различных почвенно-гидрологических условиях, в естественном же состоянии — это типичное дерево пойм, что также обусловлено особенностями его семенного расселения. Он занимает, как правило, острова и первые, заливаемые, террасы крупных и мелких рек, а в местах выклинивания террас селится на приречных скалах не выше границы высокой поймы. На вторую надпойменную террасу тополь выходит редко и только небольшими группами и единичными экземплярами. В отдельных случаях он по ключам поднимается на склоны прибрежных сопок; так, в районе пос. Экимчан (верховье Селемджи) одиночный экземпляр найден на высоте порядка 550 м над ур. м., на 50 м выше поймы реки, на склоне сопки, заросшей лиственницей даурской *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzeneva и кедровым стлаником *Pinus pumila* (Pall.) Rgl.

P. suaveolens, как правило, селится не далее 50—100 м от уреза воды основного русла, протоки или старицы, поэтому тополевые леса вытянуты вдоль реки полосой не шире 0.5—2 км, в зависимости от разветвленности поймы. Основные массивы тополевых лесов сосредоточены в верхнем и среднем течении р. Селемджи, левого притока Зеи. Из крупных рек бассейна верхнего Амура Селемджа имеет наиболее благоприятный для расселения тополя гидрологический режим: частые короткие летние паводки с быстрым спадом воды, широкое сильно меандрирующее русло с многочисленными островами, старицами и отмелями.

Значительные тополевые массивы расположены также в верховье р. Зеи, выше пос. Бомнак, и в среднем течении р. Тынды, вторичного притока Зеи.

Обследованные тополевые леса бассейна верхнего Амура однородны по характеру возникновения, условиям местопроизрастания, видовому составу растительности. характеру развития и строению. Все они относятся к типу «тополевник приречный» и располагаются на слоисто-аллювиальных почвах, слабокислых, легкого механического состава, с залеганием галечных наносов на глубине 1—1.5 м (от 0.5 до 2 м). Уровень грунтовых вод, степень гумусированности и заиленности почв значительно варьируют, соответственно варьирует и производительность насаждений (от I-а до II бонитета).

Быстрый рост, мощное развитие кроны и корневой системы и крайнее светолюбие тополя обусловливают своеобразное строение тополевых лесов. Их древостой образует только один ярус с очень неглубоким строго горизонтально сомкнутым пологом (степень сомкнутости 0.7—0.9) и малым количеством участвующих в нем пород: обычно *Populus suaveolens* с небольшой примесью *Chosenia macrolepis* (Tuzcz.) Kom. и *Salix rorida* Laksch. В спелых насаждениях средняя высота яруса достигает 28—30 м (до 35 м). II ярус отсутствует; появляется он лишь в перестойных насаждениях, о чем будет сказано ниже. III ярус (высота его менее 1/2 высоты основного) характерен для тополевников, но может быть назван ярусом лишь условно. так как не образует самостоятельного сомкнутого полога (в дальнейшем для его обозначения мы будем пользоваться условным названием «ярус»). Он состоит из самых разнородных элементов: отставших в росте экземпляров основных пород (обычно одновозрастных с I ярусом), молодняка хвойных, чаще всего *Picea ajanensis* Fisch., *P. obovata* Ledeb., *Abies nephrolepis* Maxim., *Larix gmelinii*, и деревьев третьей величины, играющих здесь роль подлесочных: *Alnus hirsuta* Turcz., *Padus asiatica* Kom. Густой (проективное покрытие 0.7—0.8) подлесок высотой 1.5—3 м состоит в основном из *Thelycrania alba* (L.) Pojark., *Rosa acicularis* Lindl., *R. dahurica* Pall., *Ribes triste* Pall., *R. dikuscha* Fisch. Вейниково-разнотравный травяной ярус подразделяется на 3 подъяруса, имеет степень проективного покрытия 0.6—0.8 и следующий состав: *Calamgrostis langsdorfii* (Link) Trin., *Pyrola incarnata* Fisch. — cop.$_3$, *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt, *Paris hexaphylla* Cham.—cop.$_1$, пятнами — зеленые мхи.

Для местных тополевых лесов весьма характерна их неспособность к возобновлению. Почти все экземпляры тополя и чозении, появляющиеся под пологом леса, с первых же лет жизни находятся в крайне угнетенном состоянии, суховершинят и полностью выпадают в процессе изреживания древостоя. При отсутствии возобновления тополя и чозении в тополевниках происходит успешное возобновление хвойных пород, что, как правило, приводит к смене ими тополя и чозении.

Обычно хвойные породы поселяются одновременно с тополем или на 10—15 лет позже его (лиственница иногда раньше); по мере изреживания основного древостоя количество хвойного подроста под его пологом увеличивается. В тополевниках спелого возраста эти породы образуют рединный «третий ярус», в перестойных они слагают II ярус сомкнутостью до 0.3 и частично выходят в I ярус; по мере старения тополя доля их в составе I яруса продолжает увеличиваться. Для иллюстрации смены пород приводим показатели состава насаждений на некоторых пробных площадях, заложенных в пойме средней Селемджи (см. таблицу).

В некоторых случаях основной сменяющей породой вместе с елью является пихта, часто — лиственница, но характер процесса всегда остается неизменным.

Район распространения тополевых лесов в бассейне верхнего Амура вытянут в меридиональном направлении от 52 до 56° с. ш., проходит через несколько климатических зон и флористических областей, что не могло не сказаться на видовом составе этих лесов и отчасти на характере роста и развития тополя.

Изменение состава древостоя с возрастом (поймы)

	Возраст древостоя			
	27 лет	50 лет	100 лет	120 лет
Состав I яруса.	90% — *Populus suaveolens*, 10% — *Chosenia macrolepis*, единично — *Larix gmelinii*.	90% — *Populus suaveolens*, 10% — *Chosenia macrolepis*, единично — *Salix rorida*.	90% — *Populus suaveolens*, 10% — *Picea ajanensis*, единично — *Larix gmelinii*.	60% — *Populus suaveolens*, 40% — *Picea ajanensis*.
Состав II яруса.	—	—	100% — *Picea ajanensis*, единично — *Larix gmelinii*.	—
Состав III яруса.	60% — *Alnus hirsuta*, 40% — *Padus asiatica*, единично — *Sorbus amurensis*.	70% — *Picea ajanensis* (40 лет), 20% — *Alnus hirsuta*, 10% — *Abies nephrolepis*, единично — *Chosenia macrolepis*.	Единично — *Picea ajanensis* (40 лет).	Единично — *Picea ajanensis* (40 лет).
Подрост.	*Picea ajanensis* (17—20 лет), 0.3 тыс. на 1 га.	*Picea ajanensis* (25—30 лет), 2.5 тыс. на 1 га.	—	—

По результатам обследования и материалам изучения пробных площадей, внутри типа леса «тополевник приречный» целесообразно дополнительное деление на следующие климатические варианты: «тополевник приречный северный» — сумма эффективных температур (выше +10°) не более 1600°, преобладание в составе растительности элементов восточносибирской флоры; «тополевник приречный среднеширотный» — сумма среднесуточных температур 1600—1800°, преобладание элементов охотско-камчатской флоры; «тополевник приречный южный» — сумма температур 1800—2000°, в составе растительности участвуют элементы маньчжурской флоры.

В «северных» тополевниках (верховья Зеи и Селемджи), помимо пород, перечисленных при общей характеристике этого типа леса, тополю сопутствуют в «третьем ярусе» *Betula platyphylla* Sukacz. и *Sorbus amurensis* Koehne. В I ярусе древостоя чозению нередко заменяет лиственница даурская; она преобладает здесь и в подросте и чаще, чем ель, является основной породой, сменяющей тополь. Подлесок, травяной и напочвенный покров «северных» тополевников отличаются сравнительной бедностью видового состава: в подлеске — *Thelycrania alba*, *Rosa acicularis*, реже — *Spiraea salicifolia* L.; в покрове — *Calamagrostis langsdorffii*, *Pyrola incarnata*, *Vaccinium vitis-idaea* L., зеленые мхи.

Для «среднеширотных» тополевников (средняя Селемджа выше пос. Февральский и среднее течение Тынды) (см. рисунок) характерно почти полное исчезновение *Larix gmelinii* (она сохраняется лишь в виде единичной примеси) и резкое увеличение доли *Chosenia macrolepis* и *Salix rorida*. В смене тополя хвойными основную роль здесь играют *Picea ajanensis*, *P. obovata* Ledeb., *Abies nephrolepis*. В «третьем ярусе» древостоя появляются *Crataegus dahurica* Koehne, *Padus maakii* (Rupr.) Kom., *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Sorbus amurensis* по мере продвижения на юг встречается все реже. В подлеске, помимо *Thelycrania* и *Rosa*, в обилии появляются *Ribes triste* и *R. dikuscha*, *Lonicera edulis* Turcz., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. Напочвенный покров значительно обогащается островным и лесным разнотравьем: *Osmunda cinnamomea* L., *Filipendula palmata* Maxim. var. *asiatica* Fernald, *Thalictrum chinense* (Rgl.) Freyn, *Aruncus silvestris* Kostel., *Cacalia hastata* L. var. *pubescens* Ledeb., *Galium boreale* L., *Aconitum arcuatum* Maxim., *A. barbatum* Pers, *Majanthemum bifolium*, *Paris hexaphylla*, *Myosotis silvatica* Hoffm., *Equisetum arvense* L.

В «южных» тополевниках (среднее течение Селемджи от пос. Февральский до устья Норы) в составе I яруса по-прежнему участвуют *Chosenia* и *Salix rorida*; появляется рединный «второй ярус», представленный элементами маньчжурской флоры: *Fraxinus mandschurica* Rupr., *Phellodendron amurense* Rupr., *Ulmus propinqua* Koidz. В «третьем ярусе» увеличивается доля *Acer ukurunduense*, *Crataegus dahurica*, *Padus maakii*, в подлеске появляются *Rubus sachalinensis* Levl., *Sambucus miqielli* Nakai, *Eleutherococcus senticosus* Maxim., в травяном ярусе — зонтичные и бобовые, из внеярусных растений часто встречается лиана *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill.

В тополевых лесах Амурской области *P. suaveolens* достигает крупных размеров, почти не имеет стволовых гнилей и обладает большой долговечностью. Встречаются здоровые растущие древостои в возрасте 200—220 лет; средняя высота их достигает 37—38 м, средний диаметр — 80—90 см (у отдельных экземпляров до 150 см). 50-летние древостои достигают на глубоких почвах средней высоты 30—32 м, среднего диаметра 32—36 см, запаса древесины на 1 га 450—500 м³.

В южных и западных районах области — в пойме Амура, средней и нижней Зеи, в низовье Селемджи, в поймах Буреи, Архары и мелких притоков Амура — *P. suaveolens*, как было сказано выше, лесов не образует.

По Амуру он наиболее часто встречается между с. Ольгино и с. Албазино, образуя значительную примесь в сосновых и ильмово-ясеневых островных насаждениях; кроны его заметно (на 3—5 м) возвышаются над общим пологом. Чаще всего здесь встречаются перестойные деревья или резко разновозрастные группы, реже — куртины молодняков. Выше с. Ольгино тополь встречается очень редко — единичными деревьями и группами по бровкам террас и на низких островах, заросших ильмом и кустарниковыми ивняками.

В поймах небольших верхних притоков Амура, протекающих по предгорьям Янкана и Урушинского хребта (рр. Урка, Омутная, Уруша, Ольдой, Большой Невер), тополь значительно распространен как примесь в лиственничных и лиственнично-чозениевых пойменных лесах с густым подлеском охотского типа и вейниково-грушанковым травяным покровом с *Fragaria orientalis* Losinsk., *Anemone dichotoma* L., *Alisma plantago-aquatica* L. var. *orientalis* Sam., *Vicia multicualis* Ledeb., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Angelica dahurica* Rupr.

В среднем и нижнем течении р. Зеи тополь встречается крайне редко, одиночными деревьями и группами с *Betula dahurica* Pall., *Ulmus propinqua*, кустарниковыми и древовидными ивами и единичными хвойными; наибольшее количество тополей отмечено в районе с. Березовка.

В пойме нижней Селемджи от устья Норы до пос. Угловое террасы и многочисленные острова заняты рединами спелого и перестойного тополя с елью и ивой росистой, с густым подлеском охотско-маньчжурского типа и сильно развитым вейниково-осмундовым травяным покровом. Ниже Углового тополь встречается лишь разрозненными группами вместе с *Salix rorida* и *Betula platyphylla* среди сплошных зарослей кустарниковых ив. Из деревьев третьей величины тополю здесь часто сопутствует *Malus pallasiana* Juz.; в травяном покрове — обилие зонтичных и бобовых, появляются *Veronica sibirica* L. и *Menispermum dahuricum* DC. Единично встречаются сомкнутые тополевые куртины.

По Бурее и Архаре, в районах наибольшего (в пределах области) распространения элементов богатой маньчжурской флоры, тополь встречается редко — в виде одиночной примеси в островных многопородных лесах и по бровкам залуженных или распаханных террас. Значительная примесь тополя (вплоть до образования им самостоятельного яруса сомкнутостью 0.3—0.4) отмечена по Бурее между с. Бахирево и дер. Пайкан (урочище «Сухие протоки»), в месте большого скопления островов; по Архаре — в районе дер. Грибовка и Аркадиево-Семеновка.

Помимо видов, перечисленных в предыдущих описаниях, в составе древостоя этих лесов встречается *Pinus silvestris* L., в подлеске — *Acer ginnala* Maxim., *Euonymus maackii* Rupr., *Berberis amurensis* Maxim.



50-летний душистый тополевник в пойме средней Селемджи.

В южных районах области *P. suaveolens* стареет значительно раньше, чем на севере, в местах распространения тополевых лесов: уже 50—60-летние его деревья имеют на юге расстроенные сильно притупленные кроны с большим количеством усохших ветвей. Поэтому, несмотря на быстрый рост в молодом возрасте, тополь южных районов не достигает больших размеров; высота его редко превышает 25 м (средняя высота в спелом возрасте 17—20 м), диаметр — 50—60 см (средний соответственно — 40—48 см).

При сопоставлении приведенных выше данных о пойменных тополевниках Амурской области с описаниями тополевых лесов других районов Дальнего Востока, в том числе и районов крайнего севера (Городков, 1935; Тюлина, 1936; Стариков и Дьяконов, 1954, 1955; Васильев, 1956), несмотря на огромный диапазон расстояний и природных условий, обнаруживается значительное сходство тех и других по видовому составу, строению, характеру смены пород, динамике таксационных показателей и т. д. Таким образом, отмеченная Б. П. Колесниковым (1955 : 40) «малая изменяемость» пойменных тополевников самых различных районов Дальнего Востока («от лесотундры до крайнего юга») в равной мере характерна и для тополевых лесов бассейна верхнего Амура.

Литература

Богданов П. Л. (1938). Дальневосточные тополи. В защиту леса, 4. — Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. — Васильев Я. Я. (1938). Критическая заметка о тополях Дальневосточного края. Вестн. ДВ ФАН СССР, 28. — Воробьев Д. П. (1958). Определитель деревьев и кустарников Приамурья и Приморья. — Гожев А. Д. (1934). Леса Удского района. В кн.: Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии наук СССР, II. — Городков Б. Н. (1935). Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. Тр. ДВ ФАН СССР. I. — Грум-Гржимайло Г. Е. (1894). Описание

Амурской области. — Деревья и кустарники СССР. (1958). II. Под ред. С. Я. Соколова. — Кабанов Н. Е. (1940). Лесная растительность советского Сахалина. — Колесников Б. П. (1955). Очерк растительности Дальнего Востока. — Комаров В. Л. (1934). Тополя СССР. Бот. журн. СССР, 5. — Комаров В. Л. (1950). Флора Маньчжурии. В кн.: Избр. соч., IV, 2-е изд. — Комаров В. Л. и Е. Н. Клобукова-Алисова. (1931). Определитель растений Дальневосточного края. — Маак Р. К. (1859). Путешествие по Амуру. — Недригайлов С. П. (1936). О росте леса в Анадырском крае. Тр. Арктич. инст., XL (Геоботаника). — Приамурье. Факты, цифры наблюдения. (1909). Прилож. к отчету общеземск. организации за 1908 г. — Сочава В. Б. (1934). Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульникапского перевала. В кн.: Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии наук СССР, I. — Стариков Г. Ф. (1958). Леса Магаданской области. — Стариков Г. Ф. (1961). Леса северной части Хабаровского края. — Стариков Г. Ф. и П. Н. Дьяконов. (1954). Леса полуострова Камчатки. — Стариков Г. Ф. и П. Н. Дьяконов. (1955). Леса Чукотки. — Тюлина Л. Н. (1936). О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношении с тундрой. Тр. Арктич. инст., XI. (Геоботаника). — Флора СССР. (1935). V. — Цымек А. А. (1956). Лиственные породы Дальнего Востока, пути их использования и воспроизводства. — Nakai T. (1930). Flora silvatica koreana. — Rehder A. (1949). Manual of cultivated trees and shrubs of North America. — Sugawara Sh. (1939). Flora of Sachalien.

Амурская лесная опытная станция, г. Свободный.

(Получено 11 XI 1963).

УДК 581.9(22)(571.65)

В. В. Петровский

НОВЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ОСТРОВЕ ВРАНГЕЛЯ

Изучение флоры о. Врангеля началось сравнительно давно. Первые известные нам флористические сборы с острова были доставлены участником Гидрографической экспедиции 1910—1915 гг. судовым врачом парохода «Таймыр» Л. М. Старокадомским. Эта небольшая коллекция хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). В 1921—1922 гг. участники Канадской экспедиции Кроуфорд и другие собрали на острове коллекцию, впоследствии попавшую в Ботанический музей Копенгагена. По-видимому, на основании этой коллекции Хультен приводит во «Флоре Аляски и Юкона» (Hultén, 1941—1950) данные по распространению некоторых видов на о. Врангеля. В 1924 г. на южном побережье острова была собрана небольшая серия растений врачом канонерской лодки «Красный Октябрь» А. Покровским. Очень хорошие коллекции были собраны пионерами освоения острова Г. А. Ушаковым (в 1928—1929 гг.) и А. И. Минеевым (в 1931—1933 гг.). Небольшая коллекция (42 вида), собранная геоморфологом В. А. Кальяновым в 1932 г. и переданная в Гербарий Московского университета, послужила основой первой работы по флоре острова, опубликованной М. А. Назаровым в 1934 г. В 1938 г. в составе экспедиции Академии наук СССР на острове работал известный ботаник-тундровед Б. Н. Городков, наиболее полно обследовавший флору острова. По его данным, эта флора насчитывала около 160 видов сосудистых растений. Городков пробыл на острове сравнительно недолго (с начала августа по начало сентября) и обследовал только восточную его часть. Естественно, что эти сборы не могли быть исчерпывающими. В последующем они были дополнены целым рядом видов, оказавшихся в коллекциях, собранных в 1948—1949 гг. сотрудниками полярной станции Дмитриевой и Жуковым, в 1952—1953 гг. сотрудниками Чукотской землеустроительной экспедиции А. А. Шумиловой, А. Т. Реутт и другими, а также участником Гидрографической экспедиции Главсевморпути Н. С. Сеем, который в 1954 г. побывал на южном и западном побережье острова. Список растений увеличился до 185 видов.

В 1964 г. с марта по август автор работал на острове в составе Комплексной биологической экспедиции и посетил многие районы острова. Наиболее полно удалось познакомиться с флорой и растительностью центральной и южной частей острова. Очень своеобразным в ботаническом отношении оказался центральный район острова, представляющий собой систему горных поднятий, изолирующих внутренние долины от сильных холодных ветров с севера — зимой и от морских туманов — летом. Широко распространено мнение о чрезвычайной суровости климата о. Врангеля. Действительно, климат береговой полосы, где расположены метеостанции, равно как и климат равнинной северной и слабо приподнятой восточной частей острова отличается очень низкими температурами (среднемесячная температура июля +2.3°) и частыми продолжительными туманами во время вегетационного периода. В гористые центральную и западную части острова и особенно во внутренние долины этого района летние туманы почти не проникают. Интенсивность и количество прямой радиации здесь намного выше, нежели в остальных частях острова. Специфический «локальный» климат центрального района, отличающийся от климата остальных частей острова большим количеством солнечных дней в летние месяцы и более высокими дневными температурами, несомненно благоприятствует сохранению и процветанию здесь ряда видов, не встречающихся на остальной территории острова. Среди более чем четырех десятков видов, ранее неизвестных для флоры острова и собранных нами в 1964 г., встретились растения, представляющие определенный интерес, как для характеристики флоры острова в целом, так и для уточнения наших представлений о распространении некоторых таксонов в Арктике.

1. ***Cystopteris dickieana*** **Sims.** — вид, изредка встречающийся в центральной части острова среди крупного щебня карбонатных пород, а также в щебнистых лишайниковых тундрах на склонах гор, сложенных известняками. Ближайшие известные местонахождения *C. dickieana* в советской Арктике — низовья р. Яны и Беринговское побережье Чукотки.

2. ***Arctagrostis arundinacea*** **(Trin.) Beal** — обычное растение в центральной части острова. Отмечается на склонах южных экспозиций и в долинах рек О. Врангеля — самое северное местонахождение этого вида в Чукотском секторе Арктики.

3. ***Poa glauca*** **Vahl s. l.** — широко распространенный в центральной и западной частях острова вид. Обычен на щебнистых осыпях южных склонов, на сухих речных террасах, в дриадовых тундрах. *P. glauca* пока не найден на арктическом побережье Чукотки, но, вероятно, обычен в более континентальных ее районах.

4. ***Poa bryophila*** **Trin.** — вид, не упоминавшийся во «Флоре СССР», но приводимый Н. Н. Цвелевым в «Арктической флоре СССР» для арктической Сибири от Урала до Беринговского побережья Чукотки. Согласно Цвелеву (1964), этот таксон очень мало отличается от *P. glauca* Vahl — только коротковолосистыми между жилок нижними цветковыми чешуями. По данным П. Г. Жуковой (1965), образцы *P. bryophila* с о. Врангеля имеют 2n=63, а у *P. glauca* оттуда же 2n=56. Растет на тех же местообитаниях, что и предыдущий вид.

5. ***Poa anadyrica*** **Roshev.** — близкий к двум предыдущим вид мятлика, ранее неизвестный на арктическом побережье СССР к востоку от устья Колымы. Встречается обычно в местообитаниях тех же типов, что и *P. glauca* и *P. bryophila*.

6. ***Poa tolmatchewii*** **Roshev.** — сравнительно редкий вид, ранее не отмечавшийся восточнее Индигирки. Собран в южной части о. Врангеля на щебнисто-мелкоземистых приморских террасах. Все растения относятся к вивипарной разновидности, определяемой Цвелевым (1964) как *P. tolmatchewii* var. *stricta* (Lindeb.) Tzvel. До сих пор были известны только две находки этой разновидности: из района Довре в южной Норвегии и с г. Сокуйдах в хребте Туора-Сис (Северная Якутия).

7. ***Puccinellia colpodioides*** **Tzvel.** — вид, достоверные местонахождения которого известны пока лишь с о. Врангеля. Образцы растений этого вида с о. Врангеля, ранее собранные Б. Н. Городковым, определялись им как *Colpodium wrightii* Scribn. et Merr. Цвелев, обработавший роды *Colpodium* и *Puccinellia* для «Арктической флоры СССР», описал эти растения как новый вид, близкий к чукотской *P. wrightii*. На острове — это обычное во всех районах растение, особенно обильное на карбонатных грунтах. *P. colpodioides* доминирует в редкотравных травяно-лишайниковых тундрах, где обычны также *Potentilla uniflora* s. l., *Parrya nudicaulis* s. l., *Poa abbreviata*, *Thamnolia vermicularis* и др.

8. ***Puccinellia angustata*** **(R. Br.) Rand et Redf.** — циркумполярный высокоарктический вид, ранее не собиравшийся на острове. Оказался довольно обычным на суглинистых приморских террасах у бухты Роджерс и у залива Красина.

9. ***Festuca baffinensis*** **Polunin** — вид, ранее не приводившийся для флоры СССР. А. К. Скворцов (1964) в обработке овсяниц для «Арктической флоры СССР» отождествляет этот вид с *F. brachyphylla* Schult. Недостаток материала по *F. baffinensis* не позволил упомянутому автору выявить отличия этого вида от *F. brachyphylla*. Собранные нами на острове многочисленные экземпляры *F. baffinensis* отличаются от растений *F. brachyphylla* не только сильным опушением стеблей, но также плотной компактной эллиптической или продолговатоовальной метелкой, более мягкими, более длинными, более широкими и менее свернутыми листьями, а также сильно вздутыми влагалищами верхнего стеблевого листа.

От *F. brachyphylla* этот вид отличается и характером местообитания: обычно он отмечается на карбонатных грунтах, достаточно увлажненных в течение вегетационного периода и достаточно заснеженных зимой. Жукова (1965) провела кариологическое исследование собранных нами на острове образцов этих двух видов и нашла, что у *F. baffinensis* 2n=28, а у *F. brachyphylla* 2n=42. Аналогичные данные для этих двух видов приводятся и другими авторами (Holmen, 1952). Нигде, кроме о. Врангеля, в советской Арктике *F. baffinensis* не встречена. По-видимому, остров — самая западная точка ареала этого американского вида. Среди гербарных образцов *Festuca* из более западных арктических районов имеются отдельные растения с опушенными стеблями, но по остальным признакам они не отличимы от *F. brachyphylla*.

10. ***Kobresia bellardii*** **(All.) Degl.** — в центральной и южной частях острова встречается в щебнистых дриадово-разнотравных тундрах и на речных террасах. В центре острова местами очень обильна в разнотравно-кобрезиевых тундрах, где проективное покрытие кобрезии достигает иногда 80%.

11. ***Carex hepburnii*** **Boott.** До настоящего времени в СССР было известно лишь два местонахождения этого вида на Чукотке — о. Аракамчечен и бассейн р. Чегитунь. Находка *C. hepburnii* на о. Врангеля расширяет ареал вида к западу. В центральной и южной частях острова вид встречается среди разнотравья на дрени-

рованных речных террасах и в большом обилии — в разнотравно-кобрезиевых тундрах. По-видимому, тяготеет к карбонатным субстратам.

12. ***Carex obtusata*** **Liljebl.** Данное местонахождение этого вида самое северное из известных в советской Арктике. В центральной и южной частях острова встречаются участки разнотравно-осочковых тундр (обычно на южных склонах гор), где обильная *C. obtusata* образует плотную дернину вместе с лишайниками — *Cetraria cucullata*, *C. islandica* и др.

13. ***Rumex acetosa*** **L.** — часто растет среди разнотравья на южных склонах долин, хорошо заснеженных зимой, в центральной и южной частях острова. Наши растения определены А. И. Толмачевым как *R. acetosa* ssp. *lapponicus* Hiit.

14. ***Rumex graminifolius*** **Lamb.** — единственное отмеченное нами местонахождение этого вида на острове — пойма р. Мамонтовой в среднем течении у горы Перкаткун.

15. ***Claytonia acutifolia*** **Pall.** — найдена на острове только в низовьях р. Мамонтовой среди ивнячково-травяно-моховой тундры, в которой *C. acutifolia* доминирует наряду с *Salix pulchra*. Вся местная популяция — белоцветковая и отличается очень широкими прикорневыми листьями.

16. ***Minuartia rossii*** **(R. Br.) House (=*Arenaria rossii* R. Br.)** — вид впервые приводится для флоры СССР. О. Врангеля — самая западная точка его ареала; ближайшие местонахождения *M. rossii* в Америке — Арктическая Аляска и о-в Сьюард. Впервые растение собрано на острове и определено Городковым. Собранные нами образцы — плотные подушкообразные растения 2—6 см в поперечнике. У большинства экземпляров верхушечные и боковые пазушные побеги оканчиваются выводковыми почками. *M. rossii* встречается исключительно на выходах известняков, вдоль небольших ложбинок водотоков по щебнистым склонам и на речных террасах в южной и центральной частях острова.

17. ***Silene repens*** **Patr.** — широко распространенный на острове вид, встречающийся преимущественно на сухих щебнисто-мелкоземистых склонах южных экспозиций в гористой части острова. О. Врангеля — самая северная из известных точек ареала этого вида.

18. ***Lychnis sibirica*** **L. ssp. *villosula*** **Tolm.** Довольно много растений этого вида с красивыми нежнорозовыми цветками встречено нами в окрестностях г. Перкаткун в щебнистых дриадовых тундрах из *Dryas integrifolia* var. *canescens*. *L. sibirica* ssp. *villosula* отмечалась на Восточном Таймыре (Яму-Тарида) в низовьях рр. Оленека и Лены и на о. Айон. Местонахождение на о. Врангеля — крайнее восточное из известных в настоящее время в пределах СССР.

19. ***Pulsatilla multifida*** **(Pritz.) Juz.** — впервые собрана на острове Г. А. Ушаковым, но ошибочно определена Городковым (1958) как *Anemone multiceps*. В среднем течении р. Мамонтовой в окрестностях горы Перкаткун это растение довольно обычно. Растет в щебнисто-мелкоземистых травяно-дриадовых и разнотравных тундрах на пологих теплых склонах.

20. ***Ranunculus borealis*** **Trautv.** — довольно обычное в центральной части острова растение. Встречается по берегам ручьев и речек, часто бывает обилен в травяных полигональных тундрах на суглинках, по уступам террас и вершинам поднятий. На Чукотке этот вид отмечается редко: ближайшие известные местонахождения его — окрестности пос. Певек и Чегитунь.

21. ***Braya purpurascens*** **R. Br.** — сравнительно редкое растение, встречающееся в центральной и южной частях острова на карбонатном делювии и речных аллювиях. Находка на о. Врангеля *B. purpurascens* сокращает разрыв в ареале этого циркумполярного вида. Ближайшие известные местонахождения *B. purpurascens* — о. Котельный (Новосибирский архипелаг), о. Айон и пос. Уэлен.

22. ***Lesquerella arctica*** **(Wormskj) Wats.** Самое восточное местонахождение этого вида в пределах СССР указывалось Б. А. Юрцевым (1961) в хребте Улахан-Тас, к востоку от р. Индигирки, а ближайшее местонахождение в Америке — п-ов Сьюард. Нахождение *L. arctica* на о. Врангеля сокращает разрыв в ареале этого сибирско-американского вида.

23. ***Chrysosplenium tetrandrum*** **(Lund) Th. Fries** — отмечен нами лишь в районе верхнего течения р. Тундровой возле гнездовий гусей. Эта находка — пока единственная из известных нам в Сибирской Арктике на пространстве от устья Оби до Чукотского полуострова. М. Н. Караваев (1958) приводит этот вид для низовий Анабары и Колымы, но это указание, по-видимому, основано на определениях образцов, не относящихся к *Ch. tetrandrum* (в Гербарии БИНа АН СССР).

24. ***Potentilla multifida*** **L. s. l.** — найдена только в центре острова в окрестностях г. Перкаткун на останцовых скалах в двух значительно удаленных друг от друга точках. Растения, собранные на острове, наиболее близки к образцам, собранным в низовьях р. Лены и в районе Чаунской губы. Эти три популяции, по-видимому, относятся к трем близким арктическим расам, которые в общем хорошо отличаются от более южных рас.

25. ***Potentilla nivea*** **L. s. l.** — встречена на острове в двух пунктах: на южных склонах г. Тундровой и в долине р. Мамонтовой — в ее среднем течении, на пойменной террасе и на останцовых скалах у берега. Самое северное в Чукотском секторе Арктики местонахождение этого вида.

26. ***Dryas integrifolia*** **Vahl var. *canescens*** **Simmons.** В отличие от типичной *Dryas integrifolia* Vahl, очень широко распространенной на карбонатных породах в центральной и западной частях острова на самых разнообразных местообитаниях, *D. integrifolia* var. *canescens* встречается только на сухих щебнистых пологих склонах южных экспозиций, где эта разновидность бывает очень обильна (до 90% проективного покрытия). Именно в группировках с *D. integrifolia* var. *canescens* чаще, чем в каких-либо иных типах местообитаний отмечаются такие виды, как *Erigeron compositus*, *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Cnidium cnidiifolium*, *Senecio* cfr. *tundricola*.

27. ***Sanguisorba officinalis*** **L. s. l.** — довольно часто встречается на разнотравных лужайках по берегам водотоков, ручьев и речек в окрестностях гор Тундровой и Перкаткун. Единичные экземпляры были отмечены также на берегу лагуны в бухте Роджерс.

28. ***Astragalus richardsonii*** **Scheldon** — нередко встречается в щебнистых дриадовых тундрах с *Dryas punctata* и на речных террасах в центральной и южной частях острова.

29. ***Oxytropis mertensiana*** **Turcz.** — отмечен на острове в низовьях р. Гусиной и в нескольких пунктах на южном побережье, преимущественно на сырых пойменных террасах и в пятнистых влажных тундрах.

30. ***Oxytropis adamsiana*** **(Trautv.) Jurtz. s. l.** — своеобразная раса, близкая по целому ряду признаков к типичной *O. adamsiana*, но требующая специального изучения. Встречается сравнительно редко в центральной и южной частях острова. Как правило, отмечается на теплых щебнистых склонах южных экспозиций и на сухих пойменных террасах.

31. ***Oxytropis middendorffii*** **Trautv. s. l.** Собранные нами в бассейне р. Мамонтовой растения по своим признакам занимают промежуточное положение между *O. middendorffii* Trautv. и *O. glutinosa* Porsild. Отсутствие материала по американскому виду не позволяет с достаточной точностью определить положение островной расы.

32. ***Oxytropis sverdrupii*** **Lynge** — широко и обильно представленный на острове вид остролодочника. Нередко доминирует в дриадовых тундрах с *Dryas integrifolia* на пойменных террасах и в разнотравных тундрах на склонах сопок, а также в разнотравно-остролодковых тундрах по склонам и уступам поднятий в местах накопления мелкозема. Не отмечен в равнинной северной части острова и довольно редок в восточной. При обработке рода *Oxytropis* во «Флоре СССР» образцы *O. sverdrupii* с о. Врангеля ошибочно были идентифицированы с американским видом *O. bellii* (Britt.) Palib. (вид Люнге был незаслуженно забыт). Городков (1958) рассматривал эти два видовых названия как синонимы. Кроме о. Врангеля *O. sverdrupii* известен только с о. Айон, откуда этот вид был описан.

33. ***Oxytropis maydelliana*** **Trautv.** О. Врангеля — самое северное из известных в пределах СССР местонахождений этого чукотско-американского вида. Изредка встречается в травяно-мохово-лишайниковых тундрах в бассейнах рр. Мамонтовой и Тундровой.

34. ***Epilobium arcticum*** **Sam.** Множество растений этого вида встречено в низовьях р. Гусиной на сырой пойменной террасе. Данные о распространении вида в советской Арктике пока что очень малочисленны.

35. ***Pyrola grandiflora*** **Rad.** — единственное известное нам на острове местонахождение этого вида расположено в его центральной части. Сильно разросшийся клон грушанки занимает участок в несколько квадратных метров на южном щебнистом склоне горы Тундровой среди травяно-лишайниковой тундры. На растениях сохранились генеративные побеги предыдущего года, ушедшие под снег в цветущем состоянии.

36. ***Cnidium cnidiifolium*** **(Turcz.) Schischk.** — собран в центральной части острова, в долине р. Мамонтовой. Сравнительно редкое растение, встречающееся в сухих щебнистых дриадовых тундрах на южных склонах и на песчано-галечниковых наносах в пойме. О. Врангеля — самая северная точка ареала этого сибирского вида, заходящего на американский материк.

37. ***Androsace septentrionalis*** **L.** — неоднократно отмечалась в центральной части острова на поймах и по эродированным берегам речек и ручьев. Во «Флоре СССР» этот вид указывается для Чукотки как заносный. Подобное утверждение допущено, вероятно, по недосмотру. В гербарии БИНа имеются образцы *A. septentrionalis* из многих районов Чукотки от р. Анюя до о. Аракамчечен. В районе Чаунской губы этот вид встречался нами неоднократно в естественных группировках на большом отдалении от населенных пунктов.

38. ***Erigeron compositus*** **Pursh** — новый для флоры СССР вид мелколепестника. Местонахождение на о. Врангеля является пока единственным в Азии. Самые западные из ранее известных местонахождений этого американского вида отмечались в дельте р. Макензи и в среднем течении р. Юкон. Это своеобразное растение с сильно рассеченными листьями встречается в центре острова в дриадовых и разнотравных щебнистых тундрах, как правило, вместе с *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Potentilla nivea*, *P. multifida* и *Oxytropis middendorffii* s. l.

39. ***Arnica iljinii*** **(Maquire) Iljin** — найдена в центральной части острова у подножья горы Тундровой. Это растение изредка встречается на лужайках по южным склонам долин. Самое северное в Восточной Сибири местонахождение вида.

40. ***Senecio*** **cf. *tundricola*** **Tolm.** — небольшое, до 10 см высотой растение с сильным паутинистым опушением на стеблях, цветоносах, черешках и пластинках листьев. От типичного *S. tundricola* наши образцы отличаются меньшими размерами, очень густым опушением всего растения и компактным головчатым соцветием, состоящим из 2—3 корзинок. Вид отмечен в центре острова на террасах и в песчано-

галечниковой пойме р. Мамонтовой, а также на сухих южных склонах сопок у залива Красина.

Приведенный выше список не исчерпывает всех новинок флоры острова. Целый ряд таксонов требует тщательной проработки и потому здесь не приводится. Не пытаясь обсуждать сейчас во всех деталях вопрос о своеобразии флоры острова, следует еще раз обратить внимание на ее исключительное богатство в сравнении с флорами других арктических островов. Еще Городков (1943), имевший сведения о произрастании на этом острове около 160 видов, обращал внимание на флористическое богатство столь небольшой территории в условиях Арктики. По последним, однако, далеко еще не полным данным на острове встречается не менее 220 видов сосудистых растений. В этой связи можно указать, что флора западной части Канадского архипелага, куда входят 11 островов, общей площадью в несколько десятков раз превосходящих территорию о. Врангеля, насчитывает 234 вида (Porsild, 1955). На крупнейшем из островов этой части архипелага — о. Виктория, более чем в 20 раз превышающем по площади о. Врангеля, насчитывается 204 вида. Одним из основных факторов, определяющих относительное флористическое богатство о. Врангеля, является прежде всего наличие на острове довольно крупного горного массива, климатический режим внутри которого сделал возможным существование до настоящего времени целого ряда видов, не сохранившихся более ни на одном из островов Полярного бассейна (в числе таковых упоминавшиеся выше *Carex obtusata*, *Claytonia acutifolia*, *Ranunculus borealis*, *Sanguisorba officinalis*, *Cnidium cnidiifolium*).

Среди приведенных в списке растений — ряд американских видов: *Festuca baffinensis*, *Minuartia rossii*, *Dryas integrifolia*, *Erigeron compositus*.

Эти находки свидетельствуют о проникновении на запад американских флористических комплексов во время существования берингийской суши. Вполне возможно, что район этой суши, куда входила и нынешняя территория о. Врангеля, был некоторое время местом стыка североамериканских и североазиатских флор. В пользу этого предположения говорят находки на о. Врангеля таких сибирских видов, как *Lychnis sibirica* ssp. *villosula*, *Oxytropis adamsiana* s. l., *O. sverdrupii*, не найденных восточнее о. Врангеля. Такое «пограничное» положение указанного района может быть еще одной из причин богатства флоры острова.

Следует отметить, что и к настоящему моменту центральная часть острова во флористическом отношении изучена далеко не полно. Очень возможно, что дальнейшие флористические поиски на о. Врангеля могут привести к находкам еще целого ряда интересных видов.

Литература

Городков Б. Н. (1943). Полярные пустыни острова Врангеля. Бот. журн., 4. — Городков Б. Н. (1958). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. В сб.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 3. — Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. журн., 9. — Караваев М. Н. (1958). Конспект флоры Якутии. — Назаров М. И. (1934). К флоре острова Врангеля. Тр. Гос. океанограф. инст., 3, 4. — Скворцов А. К. (1964). Род *Festuca*. В кн.: Арктическая флора СССР, 2. — Цвелев Н. Н. (1964). Роды *Poa* и *Pucinellia*. В кн.: Арктическая флора СССР, 2. — Юрцев Б. А. (1961). *Lesquerella arctica* (Wormskj) Wats. в Сибири. Бот. матер. Гербария БИН, 21. — Holmen K. (1952). Cytological studies in the flora of Peary Land, North Greenland. Medd. Grønl., 128, 5. — Hultén E. (1941—1950). Flora of Alaska and Yukon. Porsild A. E. (1955). The vascular plant of the Western Canadian Arctic Archipelago. Bull. Nation, Mus. Canada, 135, 45.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 VI 1965).

УДК 582.662 : 581.14 : 582.07 : 581.526.53 (575)

З. Ш. Шамсутдинов

РАЗВИТИЕ ЧЕРНОГО САКСАУЛА *HALOXYLON APHYLLUM* (MINKW.) ILJIN В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ СРЕДЫ В ПУСТЫНЯХ СРЕДНЕЙ АЗИИ

В настоящее время в пустынях Средней Азии проводятся большие работы по улучшению естественных пастбищ путем посева и подсева к природному травостою различных видов культурных и дикорастущих растений.

Одним из ценных видов в этом отношении является черный саксаул *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin. Еще В. А. Палецким (1908, 1915) в начале текущего столетия, а затем и рядом других исследователей (Лазаревич, 1950; Петров, 1950; Леонтьев и др., 1955) было установлено, что черный саксаул является очень ценным растением для облесения подвижных и полуподвижных песков.

Однако попытки введения черного саксаула в фитоценозы пустынных пастбищ с полынно-осоково-мятликовой растительностью в большинстве случаев оказывались безуспешными. При подсеве черного саксаула в естественный травостой, как правило, всходы бывают весьма изреженными, медленно развиваются, и растения впоследствии гибнут. Такой характер развития растений черного саксаула некоторые авторы (Сергеева, 1954; Бурыгин и др., 1956) объясняли высокой конкурентной способностью осоки толстостолбиковой *Carex pachystylis* J. Gaj. и мятлика луковичного *Poa bulbosa* var. *vivipara* L. в борьбе за влагу и пищу. Однако это предположение не было подкреплено соответствующими экспериментальными данными.

В этой связи нами в течение 4 лет (1956—1959 гг.) проводилось изучение экологических особенностей осоково-мятликовой ассоциации и ее фитоценотического влияния на рост и развитие черного саксаула. С этой целью мы подсевали его в естественный травостой этих растений. Опыты проводились в госплемзаводе «Карнаб» (Узбекская ССР) на экспериментальной базе Всесоюзного института каракулеводства в условиях Карнабской пустыни.

Исследования (Шамсутдинов и Чалбаш, 1960) показали, что осока толстостолбиковая и мятлик луковичный развивают мощную поверхностную корневую систему. У этих растений в условиях Карнабской пустыни в слое почвы 0—10 см располагается 92% корней от общей их массы. Такое расположение корней позволяет растениям использовать в течение непродолжительного времени все запасы влаги в слое почвы 0—40 см.

Осока толстостолбиковая и мятлик луковичный обладают очень высокой транспирационной способностью. Так, например, в начале—середине апреля среднедневная интенсивность транспирации у осоки толстостолбиковой достигала 1029—1866 мг, а у мятлика луковичного 607—773 мг воды на 1 мг сырой массы за 1 час. В часы же наибольшего напряжения метеорологических факторов интенсивность транспирации у этих растений повышается до 2000—3000 мг воды на 1 г сырой массы за 1 час.

Весьма важной экологической особенностью осоки и мятлика является их способность к сверхранней вегетации при температуре 1—5°. При наличии влаги в корнеобитаемом слое 5—10 мм осока и мятлик вегетируют осенью и зимой.

Таким образом, осока и мятлик обладают целым рядом приспособлений, позволяющих им развиваться в условиях пустынь Средней Азии и использовать те скудные запасы почвенной влаги, которые накапливаются благодаря зимне-ранневесеннему выпадению атмосферных осадков. Отмеченные биолого-экологические особенности этих растений обусловливают их конкурентную мощь и приводят к подавлению роста и развития растений других видов — кустарников и полукустарников, — подсеваемых в их травостой.

Как показали наши исследования, прорастание семян черного саксаула начинается только в конце марта—начале апреля, т. е. в период наиболее интенсивного развития осоки и мятлика. Естественно предполагать, что при этих условиях проростки и более развитые молодые растения черного саксаула, еще не успевшие хорошо укорениться, испытывают недостаток во влаге и пище.

Для выяснения этого вопроса в 1956 г. в госплемзаводе «Карнаб», а в 1962 г. и в госплемзаводе «Кенимех» были поставлены специальные опыты на участках с полынно-осоково-мятликовой растительностью.

Первый участок (урочище Ярмачи, госплемзавод «Карнаб») находится в зоне подгорной пустыни. Почвы здесь светлые сероземы, переходящие в серо-бурые, супесчаные; слабо засолены (преобладают сульфаты). Среднегодовая сумма осадков 160 мм. Растительность полынно-осоковая. Плотность ее на 1 м² такова: полынь — 2 особи, осока толстостолбиковая — 653 побега, мятлик луковичный — 172 побега, прочих эфемеров — 38.

Второй участок (урочище Аксай, госплемзавод «Кенимех») расположен в юго-западных Кызылкумах; отличается значительно более жесткими условиями, чем пер-

ТАБЛИЦА 1

Влажность почвы и развитие корневой системы черного саксаула в зоне подгорной пустыни при подсеве в естественный травостой и посеве по пахоте (госплемзавд «Карнаб»)

Фон	Влажность почвы в зоне распространения корней (в %)				Глубина проникновения корней в почву (в см)	Ширина распространения корней в горизонтальном направлении (в см)	Количество корней первого порядка на 1 растение
	28 III	29 IV	28 V	28 VI			
Естественный травостой	6.6	4.7	2.5	1.3	83	40	4
Пахота	8.2	7.4	6.2	4.9	150	95	12

вый участок. Почвы здесь серо-бурые, супесчаные и песчаные; засоление среднее, сульфатного типа. Среднегодовая сумма осадков 120 мм. Растительность — полынно-осоково-мятликовая ассоциация. Численность особей различных видов на 1 м²: полынь — 1.6, осока толстостолбиковая — 653 побега, мятлик луковичный — 541 побег, прочих эфемеров — 21.

Опыт был заложен по следующей схеме: 1) подсев в естественный травостой, 2) посев по дискованному фону (глубина 8—10 см), 3) посев по пахоте (глубина 20—22 см).

Посев черного саксаула проводился в госплемзаводе «Карнаб» в январе, а в госплемзаводе «Кенимех» — в начале февраля. Норма высева 5 кг/га семян. Лабораторная всхожесть семян 80—85%.

Данные по первому участку, приведенные в табл. 1, показывают, что корневая система черного саксаула в травостое полынно-осоковой растительности развивается менее интенсивно, чем при посеве по пахоте. Запасы влаги в корнеобитаемом слое в течение трех месяцев в естественном травостое были ниже, чем на вспаханном участке.

Наряду с торможением развития корневой системы, у черного саксаула в травостое осоки с мятликом наблюдается и менее интенсивный рост надземных частей, а также снижение числа всходов по сравнению с посевом по пахоте (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Интенсивность роста черного саксаула в зоне подгорной пустыни в первый год при подсеве в травостой осоки с мятликом и при посеве по пахоте (госплемзавод «Карнаб»)

Фон	Густота стояния растений на 1 га (штук)	Средняя высота растений (в см)	Средняя толщина штамба (в см)	Количество побегов на кусте		Средний вес сухой массы одного растения (в г)
				одревесневших	ассимиляционных	
Естественный травостой	350	16.1	0.21	3.2	12.6	25.0
Пахота	1200	110.0	2.92	16.0	788.0	329.0

Об угнетающем действии фитоценотической среды на рост черного саксаула свидетельствуют также данные, полученные в юго-западных Кызылкумах (госплемзавод «Кенимех»), в более жестких экологических условиях (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Рост растений черного саксаула в зависимости от фитоценотической среды в юго-западных Кызылкумах (госплемзавод «Кенимех»)

Фон	Густота стояния растений на 1 га (штук)	Средняя высота растений (в см)	Средняя ширина кроны (в см)	Средняя толщина штамба (в см)	Средний вес воздушно-сухой массы одного куста (в г)
Естественный травостой	283	5.2	5.0	1.3	6.7
Дискованный участок	3560	24.8	26.6	5.3	10.8
Вспаханный участок	4346	53.4	57.4	10.9	355.3

Как видно из данных табл. 3, при подсеве в естественный травостой число всходов, высота растений, ширина кроны, толщина штамба и вес сухой массы одного растения были в несколько раз меньше, чем на дискованном участке, и в десять и более раз меньше, чем на вспаханном участке.

В свете изложенного становится вполне очевидным, что фитоценотические условия в травостое осоково-мятликовой ассоциации оказываются весьма неблагоприятными для роста и развития черного саксаула, в результате чего наблюдается высокая изреженность его всходов, подавляется рост корневой системы и надземных частей растений.

Таким образом, при обогащении пустынных пастбищ путем введения в их травостой новых, наиболее ценных видов растений нужно учитывать те фитоценотические условия, которые могут складываться в период роста и развития компонентов сообщества.

Литература

Бурыгин В. А., К. З. Закиров, Н. С. Запрометова, Л. Е. Пауэнер. (1956). Ботанические основы реконструкции пастбищ Южного Кызылкума. — Лазаревич А. А. (1950). Опыт разведения черного саксаула в песчаной пустыне Средней Азии. Каракулеводство и звероводство, 4. — Леонтьев А. А. (1962). Песчаные пустыни Средней Азии и их лесомелиоративное освоение. — Леонтьев А. А., А. И. Степанов, А. М. Неборак, Н. Е. Кокшарова, Е. А. Кукорекина. (1955). Наиболее эффективные приемы закрепления и облесения подвижных песков. Бюлл. СредазНИИЛХ, 6. — Палецкий В. А. (1908). Укрепление песков Среднеазиатской железной дороги. Лесопромышл. вестн., 32. — Палецкий В. А. (1915). Из работы по облесению песков. Туркестанск. сельск. хоз., 9. — Палецкий В. А. (1929). Основы и методы борьбы с песчаными заносами на железной дороге. — Петров М. П. (1950). Подвижные пески пустынь СССР и борьба с ними. — Сергеева Г. А. (1954). Из опыта улучшения пастбищ глинистой пустыни Средней Азии. Каракулеводство и звероводство, 4. — Шамсутдинов З. Ш., Р. Чалбаш. (1960). Изучение экологических особенностей ранговой растительности и влажности почвы в связи с задачами улучшения полынно-эфемеровых пастбищ. Тр. Всес. инст. каракулевод., 11.

Всесоюзный институт
каракулеводства,
г. Самарканд.

(Получено 25 X 1965).

УДК 582.98 (624)

Д. В. Тер-Аванесян

АРБУЗ КОРДОФАНСКИЙ
CITRULLUS LANATUS MANSF. SSP. *CORDOPHANUS* TER-AVAN.

С 3 рисунками

Судан является крупнейшей африканской страной, расположенной на северо-востоке континента, примерно между экватором и тропиком Рака. Он занимает юго-восточную часть великого африканского пояса пустынь. Поверхность страны представляет собой почти равнину, высота которой колеблется от 500 до 1000 м над ур. м. Спад высоты происходит с юга на север; подъем наблюдается к западу, восток и югу. Огромное пространство страны отличается большим разнообразием климатических и почвенных условий, которые всецело зависят от количества выпадающих осадков. Последние распределяются по зонам.

Зона, расположенная между 18-й и 10-й параллелью северной широты, включает Центральный Судан, где ежегодно выпадающие осадки в количестве от 200 до 500 мм обеспечивают не только богатую растительность на пастбищах, но позволяют населению заниматься богарным земледелием.

Растительность Центрального Судана характеризуется постепенным переходом к полусаваннам и саваннам. Равнина, занимающая междуречье Белого и Голубого Нила, переходит на западе в Кордофанское плато.

В Кордофане наряду с посевами таких засухоустойчивых растений, как дурра *Sorghum vulgare*, дохиа *Pennisetum typhoideum* Rich. (африканское просо), дагусса *Eleusine coracana* L. (темносемянные формы кунжута), а также некоторых злаков мне пришлось видеть на выжженных горячим солнцем полях среди посевов сорго в огромном количестве полудикие арбузы с длинными и высохшими плетями.

Арбузы здесь сеют потому, что поля суданских крестьян, как правило, расположены в большом отдалении от водных источников; плодами этого растения утоляют жажду не только люди, но зачастую и лошади.

Созревшие плоды, по утверждению суданцев, могут лежать под палящими лучами солнца в течение 2—3 месяцев, сохраняя свежесть и сочность мякоти, которая при созревании становится полужидкой (мацерация плацент). Этот вид арбуза чрезвычайно засухоустойчив.

В 1961 г. я собрал семена арбуза на Кордофанском плоскогорье, которые в 1963 г. были высеяны на Среднеазиатской опытной станции Всесоюзного института растениеводства (под г. Ташкентом) в условиях полива. Далее проводились морфологические наблюдения, был произведен химический анализ плодов и т. п.[1]

Арбуз кордофанский — очень мощное растение с большим количеством боковых плетей (рис. 1). Плети длинные, свыше 2 м, расходящиеся в разные стороны, что свидетельствует о том, что селекция не коснулась этой аборигенной формы арбуза. Цветок пятичленный, со светло-зеленой чашечкой и спайнолепестным серно-желтым венчиком. Тычинок 5, из них 2 сдвоенные. Пестик один, трехлопастный. Цветки гермафродитные, несут вполне развитые тычинки. Листья сильно рассеченные, темно-зеленые. Черешки наклонные, поэтому листья почти прижаты к земле. Плоды сферические

[1] Автор выражает глубокую признательность А. С. Щукиной за наблюдения на посевах арбуза кордофанского.

(рис. 2), крупные — 23.5×21 см (вес плодов 5 кг); на одном растении в среднем образуется 2.5 плода. Поверхность плодов неровная, слабо сегментированная; окраска — по зеленому фону темно-зеленые полосы средней ширины с размытыми краями. Кора плодов средней толщины, упругая. Мякоть белая, сочная, нежная,



Рис. 1. Кордофанский арбуз в посеве, видны длинные плети.

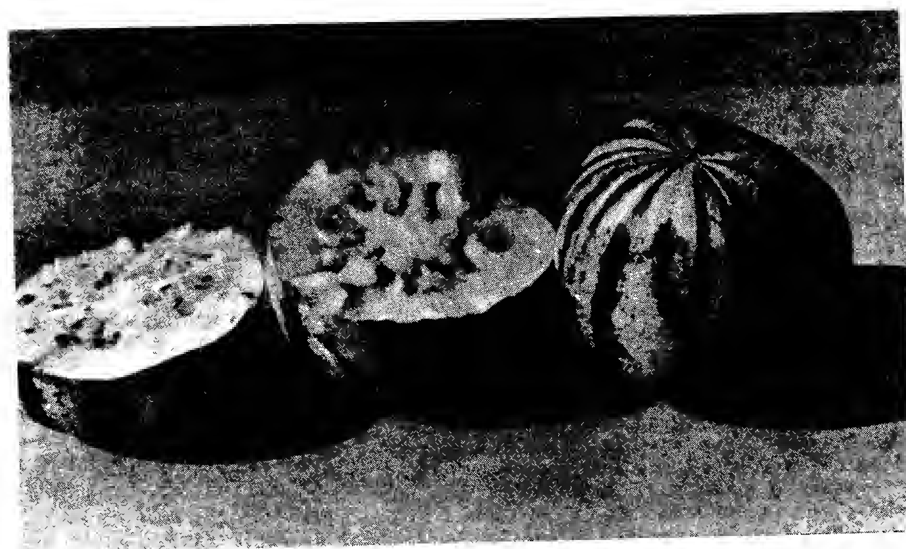


Рис. 2. Плоды арбуза кордофанского.

сладкая, с приятным вкусом. Плаценты при созревании мацерируются. Семена мелкие — 8.5×7 мм, светло-коричневые (рис. 3).

Созревание растения очень позднее. Только на 146—150-й день после появления всходов семена в плодах начинают приобретать коричневую окраску. «Потребительская» спелость плодов в условиях Средней Азии наступает только в лежке примерно в январе, после трех месяцев хранения.

По химическому составу арбуз кордофанский близок к кормовым арбузам, хотя по общей сумме сахаров приближается к столовым сортам. Химический анализ, проведенный на 146-й день после появления всходов (8 октября), показал, что плоды кордофанского арбуза содержат 5.48% сахара, в то время как наиболее сахаристый сорт 'Мраморный 2195' в том же году содержал 7.24% сахара. Кордофанский арбуз содержит глюкозу и фруктозу, но в нем совершенно отсутствует сахароза. Отсутствие сахарозы — признак, характерный для кормовых арбузов и коллоцинтов.

Второй особенностью арбуза кордофанского является высокое содержание пектинов. В этом отношении он значительно превосходит не только культурные сорта

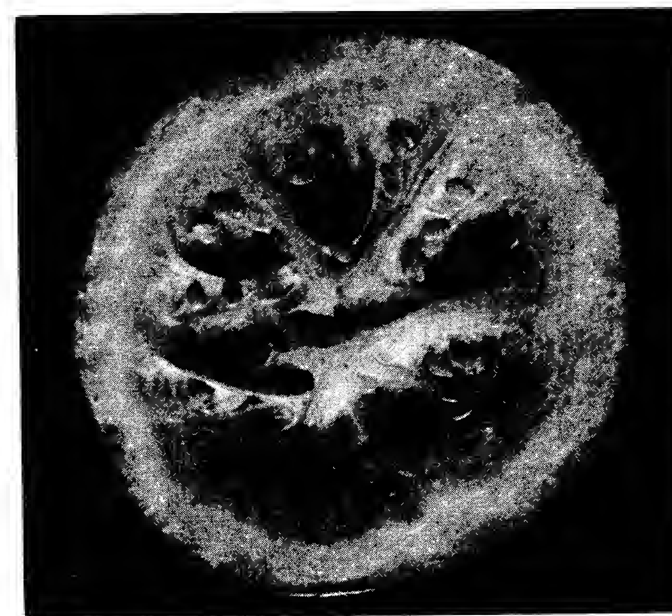


Рис. 3. Плод арбуза кордофанского в разрезе. Плацента мацерируется.

арбузов, но и другие полукультурные формы, полученные из Африки. Например, дикий арбуз 'К. 3945' содержит в плодах пектина 0.136% (в пересчете на сырой вес), сорт 'Мраморный 2159' — 0.148%, а арбуз кордофанский — 0.540%.

Результаты биохимических анализов представлены в нижеприводимой таблице.

Биохимические показатели плодов арбуза кордофанского и некоторых других сортов

Сорт	Длина вегетационного периода, в днях	Сахар общий	Сахароза	Пектин	Сухое вещество
		в процентах на сырой вес			
'Кордофанский'	142	5.48		0.540	6.0
'Мраморный 2159'	96	7.24	1.96	0.148	9.5
'К. 3945' из ОАР (дикий)	-	2.93	—	0.136	4.0

Проведенные наблюдения и изучение кордофанского арбуза позволяют выделить его в самостоятельный подвид *Citrullus lanatus* Mansf. ssp. *kordophanus* Ter-Avan. Кордофанский арбуз в селекционном отношении может представить практический интерес при гибридизации с влаголюбивыми сортами арбузов.

Ниже приводится диагноз таксона. **Citrullus lanatus** ssp. **kordophanus** Ter-Avan. ssp. n.

Растения стелющиеся. Стебли 2—2.5 м. Листья сильно рассеченные. Цветки гермафродитные. Тычинок — 5; 2 — сдвоенные. Венчик светло-желтый, пятилепестный. Плоды овальные, 23.5×21.0 см, сегментированные, зеленые, полосатые. Мякоть белая, нежная, сладкая. Плаценты мацерируются. Семена 8.5×7 мм, светло-коричневые. Количество пектина в плоде 0.54%.

Родина: Центральный Судан, плато Кордофан.

Описан по культурным образцам, выращенным в окрестностях Ташкента. Тип в Ленинграде (ВИР).

Plantae prostratae. Caules 2—2.5 m. Folia valde dissecta. Flores hermaphroditi. Stamina quinque (duobus — conjugatis). Corolla flava quinquepetala. Carpi ovales, 23.5×21.0 cm, segmentati, viridis, striati. Pulpa abla, tenera, dulcis. Placenta macerabilis. Semina 8.5×7 mm, brunneola. In carpo pectini 0.54%.

Patria: Africa, Sudan centralis, regio Kordophan.

Plantas cultas in vicinitate urbis Taschkent descripsi; semina in patria legi ipse. Typus in Leningrad (VIR) conservatur.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

(Получено 25 I 1965).

УДК 633.2 : 581.148

И. П. Игнатьева

ПРИЧИНЫ «ВЫРОЖДЕНИЯ» НЕКОТОРЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

Для современного цветоводства открытого грунта средней полосы СССР характерно широкое использование травянистых поликарпиков. Они входят в состав групп «двулетников» и «многолетников». Названия указанных групп в цветоводстве не идентичны терминам, употребляемым при обозначении продолжительности жизни травянистых растений в ботанике (двулетник, многолетник). В цветоводстве речь идет о продолжительности периода хозяйственной годности растения, в течение которого сохраняется его декоративная ценность.

У травянистых поликарпиков, входящих в группу «двулетников» (*Myosotis alpestris* Schmidt, *Hesperis matronalis* L., *Althaea rosea* Gav. и др.) период хозяйственной годности ограничивается двумя годами. Наиболее эффектное цветение бывает на второй год жизни. Обычно, большинство растений этих видов второй зимы не переносит. Те же индивидуумы, которые перезимовывают и продолжают расти, теряют декоративность — «вырождаются».

Группу «многолетников» составляют травянистые поликарпики, продолжительность периода хозяйственной годности которых более двух лет. В настоящее время «многолетники» считают наиболее важной и перспективной группой декоративных растений открытого грунта. Существеннейшим достоинством этой группы (по сравнению с «летниками» и «двулетниками») является длительное пребывание растений на одном месте, что значительно упрощает приемы их выращивания и удешевляет стоимость насаждений.

Однако период хозяйственной годности и у «многолетников», как правило, невелик — 3—5 лет. С увеличением возраста растений в насаждениях происходят изменения: часть растений теряет декоративную ценность, другие отмирают. Широко распространенный в цветоводстве термин «вырождение» не имеет определенного четкого значения и применяется для обозначения совершенно различных явлений: 1) при потере растениями декоративной ценности; 2) в случае отмирания растений, если оно не связано с видимыми внешними воздействиями; причем, как для характеристики состояния отдельного растения, так и насаждения.

Несмотря на то что цветоводы постоянно наблюдают «вырождение» травянистых поликарпиков, в литературе не известны исследования, посвященные этому явлению. Попытки цветоводов объяснить «вырождение» травянистых поликарпиков развитием с возрастом чрезмерно большого числа побегов в пределах куста, постепенным поднятием основания побегов над поверхностью почвы, истощением растений в результате обильного цветения, а также истощением почвы, как правило, не имеют фактической основы и чаще всего являются лишь предположениями (Гесдерфер, 1913; Харузин, 1928; Матвеев и Киселев, 1949; Тулинцев, 1953, и др.).

Явление «вырождения», чаще под названием «изреживание насаждений», широко известно также в луговодстве, где в результате «вырождения» эксплуатация насаждений некоторых видов травянистых поликарпиков (*Trifolium sativum* Crome., *Medicago sativa* L., *Onobrychis viciifolia* Scop. и др.) через 3—4 года становится нерентабельной. Однако о «вырождении» луговых травянистых поликарпиков в литературе имеется целый ряд работ, которые можно разделить на две группы. Авторы первой группы работ (Cooper a. Stoesz, 1931; Украинский, 1949; Калинкевич, 1950; Синская, 1950; Curtis a. Cottham, 1950; Смелов, 1951; Голомазов, 1952; Степанова и Разин, 1952; Тверской и Жукова, 1952; Травин, 1952) главную причину изреживания насаждений видят в изменении того или иного фактора или группы факторов внешней среды в неблагоприятную для растения сторону (вредители и болезни, ухудшение почвенных условий, утомление почвы и т. п.). Выводы, которые делают авторы этой группы работ, представляются нам недостаточно аргументированными и главным образом потому, что изучение влияния факторов внешней среды на насаждения травянистых многолетников проводилось вне связи с морфогенезом вегетативных органов растений.

Ко второй группе мы относим работы тех авторов, которые главной причиной изреживания насаждений считают старение растений (Константинов, 1923; Трегубенко 1947; Лохин, 1948; Гупало и др., 1950; Гупало 1951; Абрамова, 1951; Линник, 1955; Коломиец, 1961). Наибольший интерес среди них представляют исследования М. А. Лохина (1948), который приходит к выводу, что старение клевера есть следствие его развития и что условия, ускоряющие развитие растений, ускоряют, таким образом, наступление старости. Однако Лохин лишь фиксирует признаки, характеризующие старение, но не устанавливает его причины.

Таким образом, вопрос о причинах изреживания насаждений многолетних травянистых растений разработан еще далеко не достаточно и в настоящее время является дискуссионным.

Главной целью настоящей работы было выяснить причину «вырождения» некоторых декоративных травянистых поликарпиков в условиях культуры. Экспериментальная работа состояла в изучении морфогенеза вегетативных органов 21 вида декоративных травянистых поликарпиков, относящихся к 12 семействам и 2 жизненным формам, стержнекорневых и кистекорневых.[1] Работа проводилась нами в Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева в период с 1951 по 1963 г. Растения выращивали из семян в условиях питомника.[2]

Результаты исследования позволяют подойти к объяснению причин «вырождения» декоративных травянистых поликарпиков, относящихся к группам стержнекорневых и кистекорневых.

Прежде всего следует отметить, что «вырождение» растения и «вырождение» насаждения — это далеко не одно и то же.

«Вырождение» растения выражается в потере растением хозяйственной годности (декоративной ценности), что может являться следствием следующих причин.

1. Происходит нарушение ритма развития растения в связи с наступлением сенильного периода в его жизненном цикле. Это проявляется в отклонении от обычных сроков наступления фаз и иной продолжительности последних; в уменьшении мощности развития отдельных органов (в частности, в измельчании соцветий и цветков); однобоком развитии куста, разваливании его и обнажении нижней безлистной части побегов; в образовании оголенной площадки в центре куста; в выламывании побегов в безветренную погоду под влиянием собственной тяжести; в отмирании большого числа побегов на ранних этапах развития; прекращении образования генеративных побегов и переходе растения в вегетативное состояние (Игнатьева, 1956—1963). «Вырождение» такого рода наблюдается у всех изученных нами видов, за исключением *Phlox paniculata* var. hort. и поздноспелой формы *Leucanthemum vulgare* var. *grandiflorum* hort.

Продолжительность периода хозяйственной годности растения данного вида зависит от продолжительности его жизненного цикла (см. таблицу). У всех изученных нами видов наблюдается варьирование по признаку продолжительности жизни, причем у некоторых видов оно выражено особенно резко. Так, например, у *Lupinus polyphyllus* продолжительность жизненного цикла варьирует от 1 года до 7 лет, у *Oenothera missouriensis* — от 3 до 8 лет и т. п. Так как варьирование этого признака одинаково хорошо выражено как у видов, давно находящихся в культуре, так и у видов, введенных в культуру недавно, мы приходим к выводу, что оно определяется главным образом биологическими особенностями вида.

2. У некоторых видов растения теряют хозяйственную годность в результате изменения положения основания побегов возобновления относительно поверхности почвы, причем задолго до окончания жизненного цикла. Так, у *Phlox paniculata* var. hort. и поздноспелой формы *Leucanthemum vulgare* var. *grandiflorum* hort. в середине жизненного цикла (соответственно в возрасте 5 и 5—6 лет) прекращается втягивание основания побегов возобновления в почву, что препятствует образованию придаточных корней на этих побегах и приводит к «вырождению» растений.

3. Потеря хозяйственной годности может происходить также в результате малой зимостойкости вида, когда в результате повреждения надземной части растения в те-

---

[1] Сведения о причинах «вырождения» растений отдельных видов стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков нами опубликованы (Игнатьева, 1956—1963).

[2] Почва старопахотная, глубокодерновая среднеподзолистая на моренной супеси. Растения выращивали на оптимальных площадях питания, принятых в цветоводстве — *Hesperis matronalis* L. — 30×25 см, *Althaea rosea* Gav. — 50×50 см, *Viola tricolor* L. var. *hortensis* DC. — 20×10 см, *Dianthus caryophyllus* L. var. *Grenadin* — 30×30 см, *Althaea chinensis* Cav. — 50×50 см, *Lupinus polyphyllus* Lindl. — 40×40 см, *Oenothera missouriensis* Sims. — 30×30 см, *Papaver oreophilum* Rupr. — 25×25 см, *Dianthus plumarius* L. var. *hortensis* Schrader — 30×30 см, *Aquilegia vulgaris* L. — 35×35 см, *Papaver orientale* L. — 70×80 см, *Gaillardia aristata* Pursh — 30×30 см, *Coreopsis grandiflora* Hoog. — 30×30 см, *Myosotis alpestris* Schmidt — 20×10 см, *Delphinium cultorum* Voss. — 60×60 см, *Solidago canadensis* L. — 40×50 см, *Pyrethrum roseum* M. B. — 30×30 см, *Inula ensifolia* L. — 25×25 см, *Digitalis grandiflora* Mill. — 30×30 см, *Leucanthemum vulgare* Lam. var. *grandiflorum* hort. — 35×35 см, *Phlox paniculata* L. var. hort. — 35×35 см. Агротехника выращивания была обычной, принятой в цветоводстве, за исключением того, что в течение жизненного цикла растений удобрения в почву не вносили, так как это могло изменить естественное течение морфогенеза.

Продолжительность жизненного цикла и период хозяйственной годности различных видов декоративных травянистых поликарпиков

Виды	Продолжительность жизненного цикла (лет)	Период хозяйственной годности отдельного растения (лет)	Период хозяйственной годности насаждения (лет)
Стержнекорневые травянистые поликарпики			
Hesperis matronalis L.	2—3	2—3	2
Althaea rosea Cav.	3—4	2—3	2
Viola tricolor L. var. *hortensis* DC.	1—3	—	—
а) при весеннем посеве	—	1	1
б) при летнем посеве	—	2—3	2
Dianthus caryophyllus L. var. *grenadin*	2—3	2—3	2
Althaea chinensis Cav.	3—4	3—4	3
Lupinus polyphyllus Lindl.	1—7	1—6	3
Oenothera missouriensis Sims.[1]	3—8	3—7	4
Papaver oreophilum Rupr.[1]	4—8	3—7	4
Dianthus plumarius L. var. *hortensis* Schrader	4—7	3—5	3—4
Aquilegia vulgaris L.	5—8	4—6	4—5
Papaver orientale L.	5—10	4—8	4—6
Gaillardia aristata Pursh	2—3	2—3	2
Кистекорневые травянистые поликарпики			
Coreopsis grandiflora Hoog.	3—5	3	3
Myosotis alpestris Schmidt	4—5	2—4	2
Delphinium cultorum Voss.	4—7	3—5	3
Solidago canadensis L.	4—9	4—7	4
Pyrethrum roseum M. B.	5—8	3—6	5
Inula ensifolia L.[1]	6—8	4—5	4
Digitalis grandiflora Mill[1]	5—9	4—7	4
Leucanthemum vulgare Lam. var. *grandiflorum* hort.	5—10	4—6	5
Phlox paniculata L. var. hort.	—	5	5

чение зимы нарушается гармоничность развития ее в дальнейшем (*Viola tricolor* var. *hortensis*, *Althaea rosea*, *Dianthus caryophyllus* var. *grenadin*) (Игнатьева, 1961г, 1962в).

4. Причиной потери хозяйственной годности могут являться и особенности строения растения. Так, например, растения *Viola tricolor* var. *hortensis* при весеннем посеве уже в середине лета первого сезона вегетации, т. е. задолго до окончания жизненного цикла, теряют хозяйственную годность, так как куст разваливается, а нижняя часть побегов к этому времени оголяется (Игнатьева, 1961г).

«Вырождение» насаждения выражается в потере им хозяйственной годности, и причины его таковы.

1. У ряда видов «вырождение» насаждения является следствием разнообразия особей по продолжительности жизни внутри вида. Так, у *Hesperis matronalis* в конце второго сезона вегетации отмирает около 50% растений, имеющих двухлетний жизненный цикл; это делает насаждение на третий год хозяйственно не годным, хотя оставшиеся 50% растений, имеющих трехлетний цикл жизни, сохраняют хозяйственную годность в течение третьего сезона вегетации. Таким образом, продолжительность периода хозяйственной годности насаждения *H. matronalis* равняется двум годам.

Такого же рода «вырождение» характерно для насаждений *Althaea chinensis* (к весне третьего года отмирает 65% растений), *Lupinus polyphyllus* (на второй год отмирает около 20% растений, а к четвертому году — 50—60%), а также *Dianthus plumarius* var. *hortensis*, *Gaillardia aristata*, *Coreopsis grandiflora*, *Pyrethrum roseum*, *Digitalis grandiflora*.

Таким образом, длительность периода хозяйственной годности насаждения данного вида определяется соотношением форм, различающихся по продолжительности жизненного цикла, в пределах популяции.

2. Однако у многих видов «вырождение» насаждения наступает раньше, чем часть растений заканчивает свой жизненный цикл и отмирает. В этом случае потеря хозяйственной годности происходит в связи с нарушением ритма развития у части растений, что является следствием наступления сенильного периода в их жизненном цикле. Характерными внешними признаками такого «вырождения» насаждения являются: отклонение от обычных сроков наступления фаз и различная продолжительность последних, а также неодинаковая мощность развития растений (об изменении ритма развития при наступлении сенильного периода у отдельных растений различных видов см.: И. П Игнатьева, 1956—1963). Этот тип «вырождения» наблюдается у *Oenothera missouriensis*, *Papaver oreophilum*, *Aquilegia vulgaris*, *Papaver orientale*, *Leucanthemum vulgare* var. *grandiflorum* hort., *Phlox paniculata* var. hort., *Inula ensifolia*.

3. Иной смысл имеет «вырождение», наблюдаемое у *Althaea rosea*, *Viola tricolor* var. *hortensis* и *Dianthus caryophyllus* var. *grenadin* в условиях средней полосы СССР при неблагоприятных условиях зимовки. В результате малой зимостойкости вида часть растений к весне полностью погибает, у другой наблюдаются повреждения побегов. Гибель ряда растений, а также нарушение гармоничного развития надземной части в результате повреждений побегов у сохранившихся растений наносят большой ущерб декоративности насаждения и приводят к его «вырождению».

Для увеличения периода хозяйственной годности насаждений стержнекорневых и кистекорневых декоративных травянистых поликарпиков, по нашему мнению, необходимо проведение селекционной работы в направлении создания садовых форм данного вида, выровненных по признаку продолжительности жизни.

Изучение морфогенеза вегетативных органов декоративных травянистых поликарпиков (Игнатьева, 1956—1963) показало, что их популяции представлены растениями неоднородными по продолжительности жизненного цикла. Так, у *Lupinus polyphyllus* продолжительность жизненного цикла варьирует от 1 года до 7 лет; у *Oenothera missouriensis* — от 3 до 8 лет, у *Papaver oreophilum* — от 4 до 8 лет и т. д. (см. таблицу). В практике декоративного садоводства такое разнообразие особей в популяции по признаку продолжительности жизни приводит: а) к скорому «вырождению» насаждения и б) к отсутствию выровненности растений в период хозяйственной годности по признакам, которые коррелируются с продолжительностью жизни. Так, в пределах популяции данного вида особи, различающиеся по продолжительности жизненного цикла, отличаются друг от друга такими важными хозяйственными признаками, как размеры надземной части, характер ветвления и длина виргинильного периода.

Создание садовых форм, выровненных по признаку продолжительности жизни, приведет к повышению эффективности насаждений в период хозяйственной годности и увеличит длительность этого периода. Для проведения селекционной работы в указанном направлении следует проследить наследование в семенном потомстве признака долголетия растений.

У изученных нами видов декоративных травянистых поликарпиков наблюдаются четко выраженные корреляции между продолжительностью жизни и рядом других признаков (морфологических, биологических) уже в первый год жизни.

Так, например, в первый год жизни у особей *Lupinus polyphyllus* с коротким жизненным циклом (1—3 года) соцветие на главном побеге закладывается после 6—14-го листа; цветение начинается в период с первой декады июля и до последних его чисел; число листьев на вегетативной части главного побега 8—10. Для этой группы особей характерно позднее начало ветвления (после образования цветоноса на главном побеге) и его базипетальное направление.

Особи *L. polyphyllus* с большей длительностью жизненного цикла (4—7 лет) длительное время находятся в состоянии прикорневой розетки и зацветают в конце лета или осенью. Число листьев на вегетативной части главного побега 18—20. Ветвление начинается очень рано — в фазе 6—7 листьев — и идет в акропетальном направлении. Число побегов второго порядка к осени достигает 15.

Наличие корреляций такого рода дает возможность отобрать растения с большей продолжительностью жизни уже в первый год жизни, что будет содействовать ускорению процесса селекционной работы.

Предполагая, что между стержнекорневыми и кистекорневыми декоративными травянистыми поликарпиками и луговыми травами, относящимися к этим же жизненным формам (клевер, люцерна, злаки и др.), принципиальной разницы нет, мы ставим под сомнение представления В. Т. Украинского (1949), Е. Н. Синской (1950), Д. Л. Тверского и К. П. Жуковой (1952) о том, что главная причина изреживания насаждений бобовых многолетних трав — это поражение растений вредителями и болезнями, которое усиливается с увеличением возраста растений. Поражение вредителями и болезнями — явление вторичного порядка, связанное с разрушениями в подземной части растений, которое наблюдается в конце их жизненного цикла.

Снижения холодостойкости люцерны с увеличением возраста растений, как считают П. Н. Константинов (1923) и М. Я. Трегубенко (1947), по нашему мнению, не происходит. Гибель множества побегов в течение зимнего периода, наблюдаемая при старении растения, и отсутствие отрастания у них побегов возобновления весной происходит в связи с тем, что: а) в конце жизненного цикла растений разрушения в их подземной части очень велики и б) длина вегетативной части у побегов возобновления высоких порядков, развивающихся в это время, уменьшается, а иногда вегетативная часть вообще сходит на нет; в последнем случае побеги представлены одной генеративной частью (Игнатьева, 1963в), которая при наступлении морозов, вне зависимости от фазы развития, отмирает полностью. Выпадение же ряда растений — следствие окончания их жизненного цикла.

[1] Виды, введенные в культуру недавно; прочие виды находятся в культуре давно.

Если по аналогии с декоративными травянистыми поликарпиками считать, что главной причиной «вырождения» насаждений луговых трав является разнокачественность особей внутри популяций по продолжительности жизненного цикла, то отсюда следует, что: а) различные агротехнические мероприятия, рекомендуемые А. Ф. Калинкевич (1950), И. А. Голомазовым (1952), И. С. Травиным (1952) и другими с целью предотвращения изреживания насаждений луговых трав (при выращивании их в оптимальных условиях), не могут оказать существенного влияния на увеличение продолжительности жизни особей в популяции; б) наиболее действенным мероприятием, способствующим увеличению периода хозяйственной годности насаждений луговых трав, следует считать селекционную работу по созданию сортов выровненных по признаку продолжительности жизни.

Литература

Абрамова Г. К. (1951). Причины раннего выпадения розового клевера из травостоев сеяных лугов. Селекц. и семеновод., 7. — Гесдерфер М. (1913). Многолетники. — Голомазов И. А. (1952). О мерах борьбы с выпадением клевера в Черниговской области. В кн.: Повышение урожайности красного клевера. — Гупало П. И. (1951). Новые данные о старении клевера в хозяйственных посевах. ДАН СССР, 79, 3. — Гупало П., Д. Савченко и И. Мохнаткин. (1950). Возрастные изменения красного клевера в хозяйственных посевах. ДАН СССР, 72, 1. — Игнатьева И. П. (1956). Особенности вегетативного возобновления у дельфиниума. Докл. ТСХА, 25. — Игнатьева И. П. (1958). Некоторые особенности развития люпина многолистного. Изв. ТСХА, 2. — Игнатьева И. П. (1960). Некоторые особенности развития дельфиниума. Изв. ТСХА, 4. — Игнатьева И. П. (1961а). Некоторые особенности онтогенеза *Hesperis matronalis* L. Докл. ТСХА, 59. — Игнатьева И. П. (1961б). Морфогенез незабудки альпийской. Бот. журн., 8. — Игнатьева И. П. (1961в). Некоторые особенности онтогенеза мака восточного. Бот. журн., 9. — Игнатьева И. П. (1961г). Морфогенез *Viola tricolor* L. var. *maxima* hort. Докл. ТСХА, 72. — Игнатьева И. П. (1961д). Жизненный цикл *Pyrethrum roseum* M. B. Бюлл. Главн. бот. сада, 44. — Игнатьева И. П. (1962а). Некоторые особенности онтогенеза энотеры миссурийской. Бюлл. Главн. бот. сада, 45. — Игнатьева И. П. (1962б). Некоторые особенности онтогенеза *Gaillardia grandiflora* hort. Бот. журн., 9. — Игнатьева И. П. (1962в). Особенности развития гвоздики Гренадин в условиях средней полосы СССР. Докл. ТСХА, 77. — Игнатьева И. П. (1963а). Морфогенез *Coreopsis grandiflora* Nutt. Бот. журн., 1. — Игнатьева И. П. (1963б). Морфогенез наперстянки крупноцветковой. Докл. ТСХА, 83. — Игнатьева И. П. (1963в). Некоторые закономерности образования побегов у стержнекорневых и кистекорневых травянистых поликарпиков. Докл. ТСХА, 88. — Калинкевич А. Ф. (1950). Причины выпадения клеверов. ДАН СССР, 73, 6. — Коломиец Т. А. (1961). Выпадение растений клевера в связи с биологическим старением растений. Бюлл. ВИРа, 9. — Константинов П. Н. (1923). Люцерна. — Линник Г. Н. (1955). О причинах вырождения картофеля. Бот. журн., 4. — Лохин М. А. (1948). Биологические старение — одна из основных причин изреживания красного клевера. Агробиология, 4. — Матвеев С. И. и Г. Е. Киселев. (1949). Цветоводство. — Синская Е. Н. (1950). Люцерна. В кн.: Культурная флора СССР. — Смелов С. П. (1951). Сведения о биологии луговых трав. В кн.: Многолетние травы в лугопастбищных севооборотах. — Степанова З. И. и Н. С. Разин. (1952). Меры борьбы с гибелью и изреженностью клевера красного. В кн.: Повышение урожайности красного клевера. — Тверской Л. Д. и К. П. Жукова. (1952). Выпадение красного клевера и меры борьбы с этим явлением в Московской области. Сов. агроном., 10. — Травин И. С. (1952). О борьбе с выпадением клевера в Калужской области. В кн.: Повышение урожайности красного клевера. — Трегубенко М. Я. (1947). Снижение холодостойкости люцерны в связи со старением. Докл. ВАСХНИЛ, 4. — Тулинцев В. Г. (1953). Цветоводство. — Украинский В. Т. (1949). Причины изреживания посевов люцерны и эспарцета после перезимовки. Сов. агроном., 4. — Харузин А. Н. (1928). Грунтовое цветоводство. — Cooper W. S. a. A. D. Stoesz. (1931). The subterranean organs of *Helianthus scaberrimus*. Bull. Torrey Bot. Club, 58. — Curtis J. T. a. G. Cottham. (1950). Antibiotic and autotoxis effects iu prairie sunflower. Bull. Torrey Bot. Club, 77.

Российская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева.

(Получено 2 XII 1963).

УДК 581.46 : 582.98 : 581.15

Е. Н. Немирович-Данченко

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ НЕКТАРНИКОВ ТЫКВЕННЫХ *CUCURBITACEAE* JUSS.

С 5 рисунками

Изучая морфологию нектарников в цветках различных представителей сем. *Cucurbitaceae* Juss., мы обнаружили сходство в положении и форме нектарников арбуза и бенинказы и поместили их в один тип (Немирович-Данченко, 1965а).

Исследуя микрокарпологию тыквенных, Б. Т. Матиенко (1963) отмечает много общих черт строения в анатомии плодов трех родов: бенинказы, тыквы и арбуза, указывая на большее сходство бенинказы с тыквой.

В классификации тыквенных упомянутые роды помещаются в одной трибе *Cucurbiteae*, но в разных субтрибах. Арбуз и бенинказа объединяются в субтрибу *Cucumerinae* (Müller u. Pax, 1889) или *Benincasinae* (Jeffrey, 1962), а тыква относится в другую субтрибу — *Cucurbitinae* (в обеих системах). Однако нередко виды бенинказы описываются как принадлежащие к роду *Cucurbita* L. или даже к роду *Lagenaria* Ser. (Cogniaux u. Harms, 1924; Chakravarty, 1937, — цит. по: Матиенко, 1963).

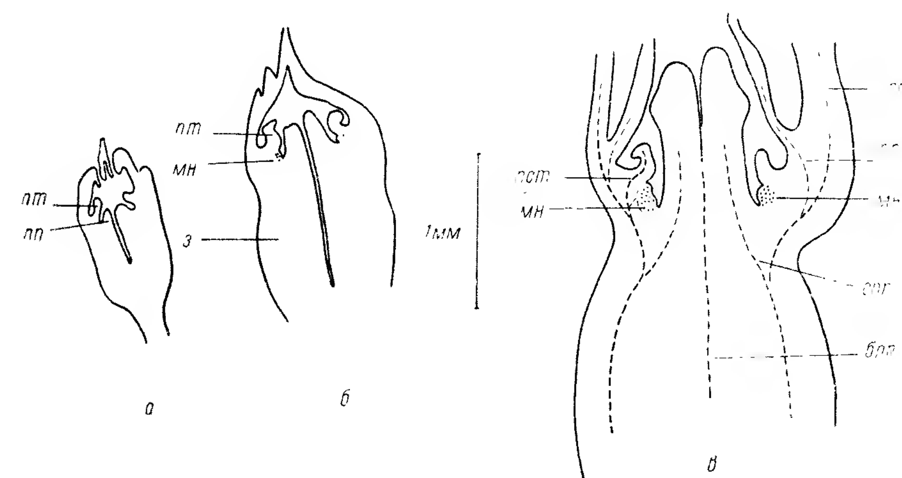


Рис. 1. Ранние стадии развития бутонов *Cucurbita pepo* L. (продольные срезы).

а — бутон в 1 мм; *б* — бутон в 2 мм; *в* — бутон в 5—6 мм; *пт* — примордий тычинок; *пп* — примордий плодолистиков; *мн* — меристема нектарника; *з* — завязь; *пст* — проводящий пучок стаминодиев; *ппч* — проводящий пучок чашечки; *ппл* — проводящий пучок лепестка; *спп* — спинные пучки плодолистиков; *бпп* — брюшные пучки плодолистиков.

Сравнение нектарников бенинказы и тыквы показало большие различия в их морфологии. Это послужило нам основанием для выяснения природы нектарников тыквы и бенинказы онтогенетическим методом. Материалом по онтогенезу цветков арбуза мы не располагали.

Для исследования использовались бутоны размером от 1 до 20 мм и нектарники цветков, фиксированные по М. С. Яковлеву. Серии срезов толщиной от 6 до 14 μ окрашивались по Блёкману (водный синий и сафранин) и гематоксилином по Гейденгайну, что позволяло сравнивать развитие проводящих тканей в бутонах разного возраста и проследить за процессами дифференциации и обособления секреторной ткани.

Сексуализация цветочных бутонов тыквы *Cucurbita pepo* L. начинается очень рано: бутоны в 1 мм имеют хорошо выраженные признаки того или иного пола.

При развитии женских бутонов основания примордиев пяти тычинок сильно разрастаются, образуя почти сплошное кольцо, но пыльцевые мешки не развиваются (рис. 1, *а*), т. е. тычинки преобразованы в стаминодии. В завязи женских бутонов размером в 3 мм начинается образование зачатков семяпочек и формирование столбика гинецея. Одновременно в основании кольца разросшихся стаминодиев возникает небольшой валик, состоящий из меристематической ткани (рис. 1, *б*) и резко отличающийся от окружающих тканей более мелкими клетками с большим ядром и ядрышками. По мере роста бутона стаминодии увеличиваются незначительно, но кольцо меристемы под ними разрастается за счет интенсивного деления клеток. Это кольцо является зачатком нектарника (рис. 1, *в*).

Несмотря на то что стаминодий представляет сильно редуцированную тычинку, в него входит довольно большой пучок, распространяясь до самой верхушки стаминодия. Имс (1964) указывает, что у ряда растений остатки редуцированных тычинок-

стаминодий могут иметь сосудистое снабжение, характерное для тычинок, но в более или менее редуцированной форме.

К меристеме нектарника тыквы от пучков стаминодиев направляются несколько пучков, разветвляющихся в основании нектарника (рис. 1, *в*). В бутонах размером в 12—14 мм, когда в семяпочках формируется материнская клетка археспория, начинается гистологическое оформление секреторной ткани нектарника. Поверхность нектарника покрывается эпидермисом с устьицами; усиливается сосудистое снабжение нектарника за счет образования дополнительных пучков от пучков цветочной трубки. Во взрослом цветке тыквы нектарник через проводящую систему оказывается связанным со всеми частями цветка, что имеет место и у ряда других растений (Карташова, 1962; Немирович-Данченко, 1965а). Под нектарником, в основании его, образуется переплетение пучков, дающих ответвления в нектарник (рис. 2). В секреторной ткани пучки полные, амфикрибральные, с преобладанием элементов протофлоэмы. Интересно отметить, что в цветках тыквенных мелкие ответвления пучков чашечки, венчика и стаминодиев часто бывают концентрическими (амфикрибральными), тогда как крупные

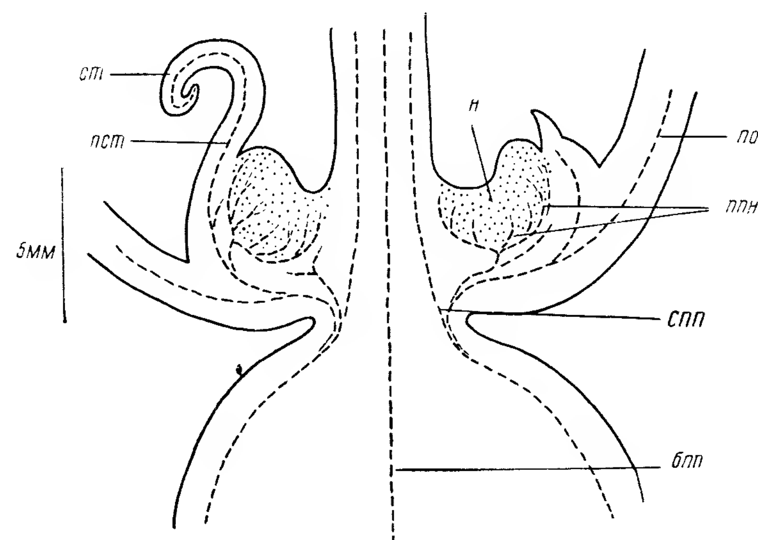


Рис. 2. Фрагмент женского цветка *Cucurbita pepo* L. на продольном разрезе (схема).

ст — стаминодий; *пст* — пучок стаминодия; *по* — пучок околоцветника; *н* — нектарник; *ппн* — проводящий пучок нектарника; *спп* — спинные пучки плодолистиков; *бпп* — брюшные пучки плодолистиков.

пучки коллатеральные или биколлатеральные (Chakravarty, 1958). Глубоко проникая в секреторную ткань, пучки постепенно утоньшаются за счет исчезновения ксилемы и становятся чисто протофлоэмными.

Судя по локализации меристемы нектарника и по сосудистой системе, снабжающей его, нектарник в женских цветках тыквы является образованием редуцированных тычинок стаминодиев. Возникновение небольших участков секреторной ткани на редуцированных органах, особенно на тычинках или лепестках, отмечается в литературе (Wolf, 1924; Daumann, 1931; Имс, 1964).

Совершенно по-другому происходит заложение меристемы нектарника в женских цветках *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn. У гинецея мелких бутонов (4—5 мм) с меристематическими бугорками семяпочек в завязи формируется трехгранный столбик (соответственно трем плодолистикам). В основании каждой доли столбика выделяется комплекс меристематической ткани нектарника в виде невысокого плоского выроста (рис. 3, *а*). Зона меристемы нектарника характеризуется усиленным делением клеток поверхностного и подстилающего слоя. Много делящихся клеток и в прокамбии проводящего пучка в основании нектарника. Ткань нектарника резко отличается от остальных тканей по способности адсорбировать краски. При покраске водным синим и сафранином протоплазма окрашивается в темно-голубой цвет; еще интенсивнее окрашивается ядро. Крупное ядрышко с большим «двориком» имеет ярко-красный цвет, тогда как более мелкие ядрышки подстилающих тканей отличаются светло-розовой окраской. Специфичную окраску секреторной ткани нектарников многих растений отмечает Н. Н. Карташова (1964).

Зачаток нектарника имеет резко выраженную треугольную лопастную форму в поперечном сечении (рис. 3, *б*). И лишь постепенно образуется более или менее округлое кольцо нектарника, заполняющее цветочную чашу по мере ее роста.

Пучки, снабжающие нектарник, отделяются от спинных пучков плодолистиков. От них ответвляются внутрь нектарника мелкие, веерообразно расходящиеся коллатеральные пучки. С увеличением размеров нектарника за счет долго сохраняющейся

способности клеток его меристемы к делению усиливается и васкуляризация его дополнительными веточками, отходящими от пучков околоцветника. Нужно отметить более слабое развитие проводящих тканей в нектарнике бенинказы по сравнению с тыквой, как по количеству подходящих сюда пучков, так и по размерам их. Основная масса пучков разветвляется в паренхиме нектарника (рис. 4), а в секреторную ткань входят лишь протофлоэмные элементы.

Итак, нектарник в женских цветках бенинказы имеет другую природу, чем нектарник тыквы. У бенинказы нектарник образуется из группы меристематических клеток в основании столбика гинецея, являясь выростом (эмергенцией) плодолистика, как и в женских цветках огурца (Немирович-Данченко, 1965б).

В мужских цветках тыквы и бенинказы нектарники имеют одинаковое происхождение, являясь производным цветоложа, и отличаются только по морфологии.

В бутоне мужского цветка тыквы размером в 1 мм тычинки уже дифференцированы на пыльники и тычиночную нить. В центре бутона, в том месте, где в обоеполых цветках образуется гинецей, имеются меристематические клетки в состоянии очень интенсивного деления; в остальной части бутона ядра почти всех клеток находятся

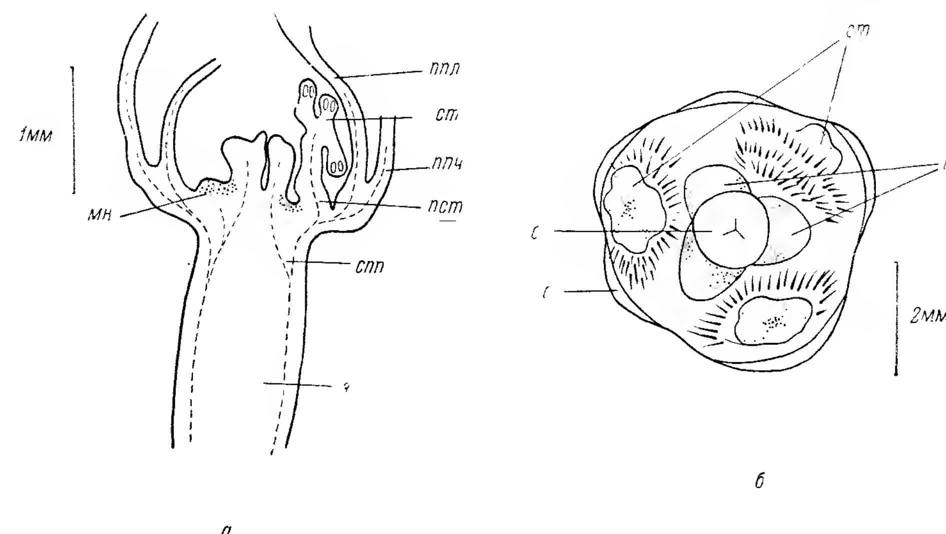


Рис. 3. Бутоны женского цветка *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn.

а — продольный срез бутона в 4—5 мм; *б* — вид бутона сверху; *мн* — меристема нектарника; *ппл* — проводящие пучки лепестков; *ппч* — проводящие пучки чашелистиков; *ст* — стаминодии; *пст* — проводящие пучки стаминодиев; *спп* — спинные пучки плодолистиков; *з* — завязь; *н* — нектарник; *о* — околоцветник и *с* — столбик срезаны.

в интерфазе. С ростом бутона деление клеток не прекращается; за счет этого центральная часть его увеличивается. В бутонах размером в 5 мм образуется ясно выраженный участок меристемы нектарника. Клетки меристемы долго сохраняют способность к делению и возникает слегка вогнутый блюдцевидный нектарник (рис. 5, *а*). Делящиеся клетки локализованы ближе к поверхности зачатка нектарника, захватывая верхние 6—7 слоев клеток. Это приводит к образованию своеобразной формы нектарника во взрослом цветке в виде чаши, выстилающей изнутри цветочную трубку.

В литературе по систематике нектарники тыквенных часто обозначают как пистиллодии (Müller u. Pax, 1889; Chakravarty, 1958). Однако против идентификации нектарника тыквы с пистиллодием выступают некоторые исследователи, подчеркивая, что настоящий пистиллодий в мужских цветках многих тыквенных отсутствует (Eichler, 1875; Zimmermann, 1922). Мы также считаем, что нектарник тыквы нельзя назвать пистиллодием, но для окончательного решения вопроса необходимы детальные исследования.

Дифференциация секреторной ткани начинается у бутонов размером в 7 мм, у которых в пыльниках сформирована одноядерная пыльца. К этому моменту онтогенеза нектарника в эпидермисе имеются устьица, а несколько позже (бутон в 9—10 мм) образуются проводящие пучки, ответвляющиеся от сосудистой пластинки цветоложа.

Такой же путь развития нектарника в мужских цветках бенинказы, с той лишь разницей, что деления захватывают более глубокие слои клеток меристемы нектарника; возникает нектарник иного морфологического типа (рис. 5, *б*).

Итак, в мужских цветках бенинказы и тыквы нектарники возникают в результате изменения нормального морфогенеза цветка, приводящего к раздельнополости. При этом появляется специализированный орган — нектарник. Потеря фертильности тычинками в женских цветках или полная утрата плодолистиков в мужских приводит к возникновению новых частей цветка с секреторной функцией, что имеет большое значение для осуществления перекрестного опыления. Развитие секреторной ткани

нектарников у разных растений при редукции андроцея или гинецея отмечает ряд исследователей (Daumann, 1931; Emberger, 1939; Kasapligil, 1951; Карташова, 1961, 1962, 1965; Тутаюк, 1961; Имс, 1964).

Изучение нектарников тыквы и бенинказы показывает большие различия в их онтогенезе, анатомии и морфологии. Эти различия сводятся к следующему:

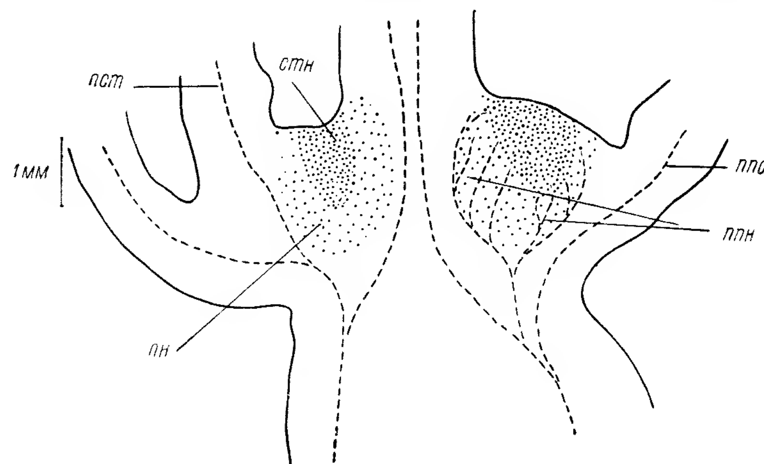


Рис. 4. Строение фрагмента женского цветка *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn. на продольном срезе (схема).

стн — секреторная ткань нектарника; *пн* — паренхима нектарника; *ппн* — проводящие пучки нектарника; *пст* — проводящие пучки стаминодиев; *ппо* — проводящие пучки околоцветника.

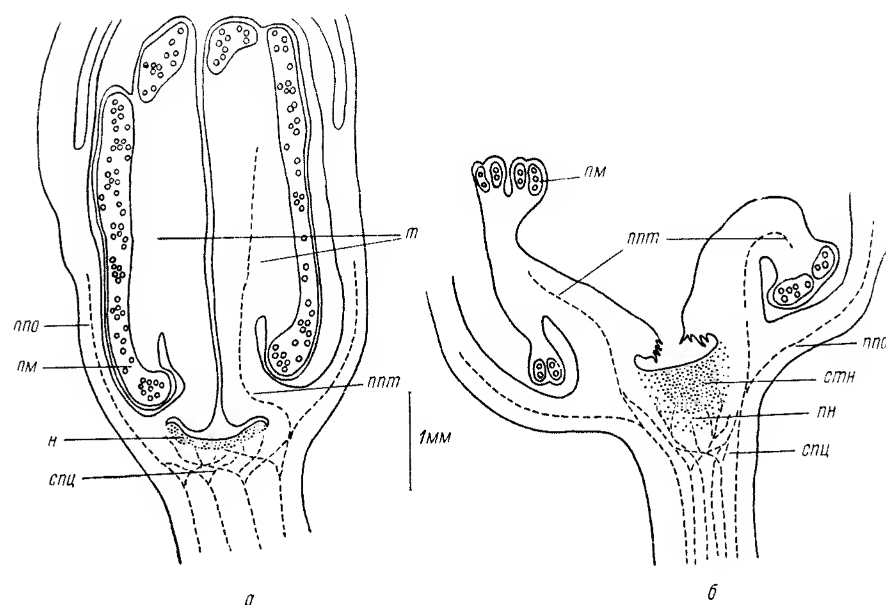


Рис. 5. Строение бутонов мужских цветков на продольном срезе.

а — *Cucurbita pepo* L.; *б* — *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn.; *т* — тычинки; *пм* — пыльцевые мешки; *ппт* — проводящие пучки тычинок; *н* — нектарник; *спц* — сосудистая пластинка цветоложа; *ппо* — проводящие пучки околоцветника; *стн* — секреторная ткань нектарника; *пн* — паренхима нектарника.

1) в женских цветках тыквы нектарник является образованием редуцированных тычинок; нектарник бенинказы — производное плодолистиков;

2) нектарник женских цветков тыквы в виде чаши, наружный край которой срастается с кольцом стаминодиев; у бенинказы валик нектарника целиком погружен в ткани цветочной чаши и гинецея, срастаясь с ними;

3) ткани нектарника в мужском цветке тыквы выстилают короткую цветочную чашу; у бенинказы нектароносная ткань заполняет всю чашу цветка, начиная от основания тычинок;

4) нектарники цветков тыквы имеют обильное сосудистое снабжение; у бенинказы васкулярная система развита гораздо слабее; в секреторной ткани нектарника тыквы пучки полные, амфикрибральные; у бенинказы полные пучки (коллатеральные) встречаются лишь в паренхиме нектарника, а в секреторной ткани имеются единичные протофлоэмные пучки.

Итак, мы видим, что по строению нектарников бенинказа и тыква имеют значительные различия.

Данные о происхождении и строении нектарников бенинказы и тыквы могут быть привлечены для решения вопроса о положении этих растений в семействе. На возможность и необходимость использования признаков строения нектарников при систематических и филогенетических исследованиях указывают Дауманн (Daumann, 1935). Браун (Brown, 1938), Норрис (Norris, 1941), А. Л. Тахтаджян (1948), Фан (Fahn, 1953) и др.

Важность полного использования всех признаков и привлечения всех методов исследования при установлении места рода *Benincasa* Savi. в семействе подчеркивает Матиенко (1963). Используя литературные и собственные данные по очень многим признакам арбуза, тыквы и бенинказы, он отмечает, что большинство признаков бенинказы носит промежуточный характер, с преобладанием признаков тыквы.

Учитывая цитоэмбриологические особенности бенинказы и тыквы (по таблице, составленной Дзевалтовским, 1963) и признаки анатомического строения семян этих родов (Сойфер, 1964), мы присоединяемся к мнению Матиенко об обособленном (и, может быть, промежуточном) положении рода *Benincasa* в субтрибах семейства. При этом следует учесть и замечание Ифтени (Ifteni, 1964) о том, что в нектарниках арбуза имеются элементы флоэмы и ксилемы, проникающие до самой поверхности железы. То есть, характер проводящей системы в нектарниках арбуза напоминает проводящую ткань нектарников тыквы, но не бенинказы.

Материалы по изучению происхождения нектарников тыквы и бенинказы увеличивают число признаков, по которым данные растения различаются между собой.

Литература

Дзевалтовский А. К. (1963). Цитоэмбриология представителей семейства тыквенных. Автореф. диссерт., Киев. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Карташова Н. Н. (1961). О возникновении нектарников в процессе олигомеризации частей цветка. Морфогенез растений, II. — Карташова Н. Н. (1962). К вопросу о природе нектарников цветка *Paeonia*. Тр. БИНа, сер. VII, 5. — Карташова Н. Н. (1964). Изоэлектрические свойства клеток нектарника. Уч. зап. Томск. унив., Вопросы естествозн., 49.— Карташова Н. Н. (1965). Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. — Матиенко Б. Т. (1963). Анатомия плода *Benincasa* Savi. и ее сходство с анатомией плодов тыквы и арбуза. Изв. АН Молдавск. ССР, 10. — Немирович-Данченко Е. Н. (1965а). Морфолого-систематическое изучение нектарников сем. тыквенных. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, 3 — Немирович-Данченко Е. Н. (1965б). Морфогенез нектарников в цветках огурца. Уч. зап. Томск. унив., Биология и почвовед., 50.— Сойфер В. Н. (1964). Сравнительно-анатомическое исследование семян сем. *Cucurbitaceae* Juss. Автореф. диссерт., Киев. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосемянных. — Тутаюк В. Х. (1961). Морфогенез нектарников покрытосемянных. Морфогенез растений, III. — Brown W. (1938). The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. Proc. Amer. Phyl. Soc., 79, 4. — Chakravarty H. (1937). Physiological anatomy of the leaves of *Cucurbitaceae*. Phillip. Journ. Sci., 63, 4. — Chakravarty H. (1958). Morphology of the staminate flowers in the *Cucurbitaceae* with special reference to the evolution of the stamen. Lloydia, 21, 2. — Cogniaux A., H. Harms. (1924). *Cucurbitaceae-Cucurbiteae-Cucumerinae*. In Engler A.: Pflanzenreich, 88 (цит. по: Матиенко, 1963). — Daumann E. (1931). Zur Phylogenie der Diskusbildungen. Beih. Bot. Zblt., 48 (1). — Daumann E. (1935). Die systematische Bedeutung des Blütennektarium der Gattung *Iris*. Beih. Bot. Zblt., 53. — Eichler A. (1875). Blütendiagramme. — Emberger M. (1939). Recherches sur la fleur des Polygonacees. Revue génér. Bot., 51, 610. — Fahn A. (1953). The topography of the nectary in the flower and its phylogenetical trend. Phytomorphology, 3. — Ifteni L. (1964). Structura nectariilor florale la cîteva specii cultivate. Lucrări stiint. Inst. agron. Jasi. Bucureşti. — Jeffrey C. (1962). Notes on *Cucurbitaceae* including a proposed new classification of the family. New Bull., 15, 3. — Kasapligil B. (1951). Morphological and ontogenetic studies of *Umbellularia californica* Nutt. and *Laurus nobilis* L. Univ. Calif. Publ. Bot., 25.— Müller E. u. F. Pax. (1889). *Cucurbitaceae*. In Engler et Prantl: Die Natürl. Pflanzenfam., IV (1897). — Norris T. (1941). Torus anatomy and nectary characteristics as phylogenetic criteria in the *Rhoeadales*. Amer. Journ. Bot., 28, 2. — Wolf G. (1924). Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und biologischen Bedeutung der Blütennektarien. Bot. Arch., 8. — Zimmermann A. (1922). Die Cucurbitaceen. 1.

Томский государственный
университет им. В. В. Куйбышева.

(Получено 5 VII 1965).

УДК 581.3 : 582.477 (575)

Е. С. Александровский

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ МОЖЖЕВЕЛЬНИКОВ *JUNIPERUS* SPP.

С 3 рисунками и 4 таблицами рисунков

Арчевые леса Узбекистана представлены в основном 3 видами можжевельников — зеравшанским *Juniperus seravschanica* Kom., полушаровидным *J. semiglobosa* Rgl. и туркестанским *J. turkestanica* Kom.

Хищнически эксплуатировавшиеся и недостаточно охранявшиеся в прошлом арчевые леса в настоящее время сильно изрежены. Это в значительной мере снижает их роль как лесов первой группы. Восстановление арчевников сильно затрудняется из-за весьма низких посевных качеств семян (в общей массе заготовляемых семян обычно преобладают пораженные вредителями, болезнями и пустые, не содержащие зародыша и эндосперма). С другой стороны, значительны трудности при получении всходов арчи: семена, высеянные в грунт, прорастают лишь во вторую весну.

Решение вопроса о восстановлении арчевых лесов в большой мере связано с изучением биологии цветения и плодоношения составляющих их пород и исследованиями развития их генеративной сферы. Однако подобные работы до последнего времени почти не проводились. Детальные наблюдения по биологии и экологии цветения разных видов арчи были впервые сделаны лишь в 1962 г. А. А. Конновым (1963) в Туркестанском хребте. Сведения по эмбриологии арчи (без разграничения полученных данных по ее видам) исчерпываются небольшой работой И. В. Новиковой (1955); ее исследования проведены на материале, собранном в июне—августе 1954 г. в арчевниках на территории заповедника Гуралаш в Туркестанском хребте.

В данном сообщении мы приводим результаты наших исследований можжевельников зеравшанского, полушаровидного и туркестанского, проведенных в Среднеазиатском научно-исследовательском институте лесного хозяйства, в группе, руководимой Е. В. Михайловой. Материал для исследований был собран в 1961—1963 гг. в Туркестанском и Кураминском хребтах. Для сравнения использован можжевельник виргинский *J. virginiana* L. из коллекции Ботанического сада АН УзССР в Ташкенте.

Поскольку применялся метод темпоральной фиксации, было проведено искусственное опыление женских шишек исследуемых можжевельников. Материал фиксировали жидкостью Карнуа (3 : 1). Толщина микротомных срезов через опыленные семяпочки составляла от 7 до 20 μ. Постоянные препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну или использовалась реакция Фельгена с подкраской лихтгрюном. Для выяснения особенностей развития мужской генеративной сферы мы производили посевы пыльцы исследованных видов в среду с 5% сахара на 2%-й желатине; только пыльцу можжевельников виргинского и казацкого мы сеяли в среду с 1% сахара на 10%-й желатине.[1] Препараты с проросшей пыльцой окрашивали ацетокармином. Структура экзины изучалась на препаратах, окрашенных анилиновым фуксином при подогревании.

Пыльца можжевельников и некоторых других родов хвойных (*Taxus*, *Taxodium*, *Callitris*, *Thuja*, *Biota* и др.) отличается очень простым строением. Она шаровидной формы, экзина по поверхности неровно мелкозернистая. «Воздушные мешки» и им подобные образования отсутствуют. Пыльцевые зерна всех этих растений имеют общую особенность: интина при увлажнении сильно набухает, что приводит к разрыву и полному отделению экзины от пылинки (Schacht, 1860, — цит. по: Müller-Stoll, 1948; Горожанкин, 1880; Беляев, 1892—1893; Schnarf, 1933; Müller-Stoll, 1948; Beng, 1961; Bertsch, 1961; Размологов, 1963, и др.).

Что касается перфорации экзины, то до последнего времени в этом вопросе нет единого мнения. Указывают на наличие поры в пыльцевом зерне можжевельника обыкновенного (Iversen, 1934 г.); описывают пыльцу без отверстия (Wodehouse, 1936 г.); наконец, приводится рисунок поры, но с оговоркой, что ее часто трудно узнать и что у отдельных видов она, возможно, отсутствует (Erdtman, 1943, — цит. по: Bertsch, 1961).

Мюллер-Штоль (Müller-Stoll, 1948) в работе, посвященной цитоморфологическому исследованию пыльцы можжевельников обыкновенного, виргинского и китайского, не описывает поры. Набухание интины при увлажнении и перед прорастанием, разрыв и отделение экзины, как пишет этот автор, представляет нормальный механизм прорастания, который в физиологическом отношении полностью заменяет утраченное отверстие (Keimfalte). Берч (Bertsch, 1961) описывает в пыльцевом зерне можжевельника обыкновенного округлую, 1.5—2.5 μ в диаметре, пору, однако он отмечает, что она наблюдается не на всех препаратах, приготовленных из одного и того же материала. Бенг (Beng, 1961) считает, что пыльцевые зерна можжевельников либо беспоровые, либо (частью) монопоровые.

[1] Исследовались среды различного состава с сахаром в концентрации от 1 до 15% на желатине или агар-агаре в количестве от 1 до 10%. Для проращивания пыльцы исследованных видов арчи оптимальной оказалась среда с 5% сахара на 2%-й желатине, а для пыльцы можжевельников виргинского и казацкого — с 1% сахара на 10%-й желатине.

Мы располагали пыльцой 6 видов можжевельников, а также пыльцой биоты восточной. При просмотре препаратов пыльцы с помощью иммерсионной оптики видно, что поверхность экзины неравномерно покрыта мелкими округлыми зернами (рис. 1). Эти зерна очень непрочно удерживаются на поверхности экзины. При окраске и заклейке препаратов они частью отделяются и некоторое количество их нередко можно видеть рядом с пыльцевыми зернами. Какие-либо отличительные особенности в распо-

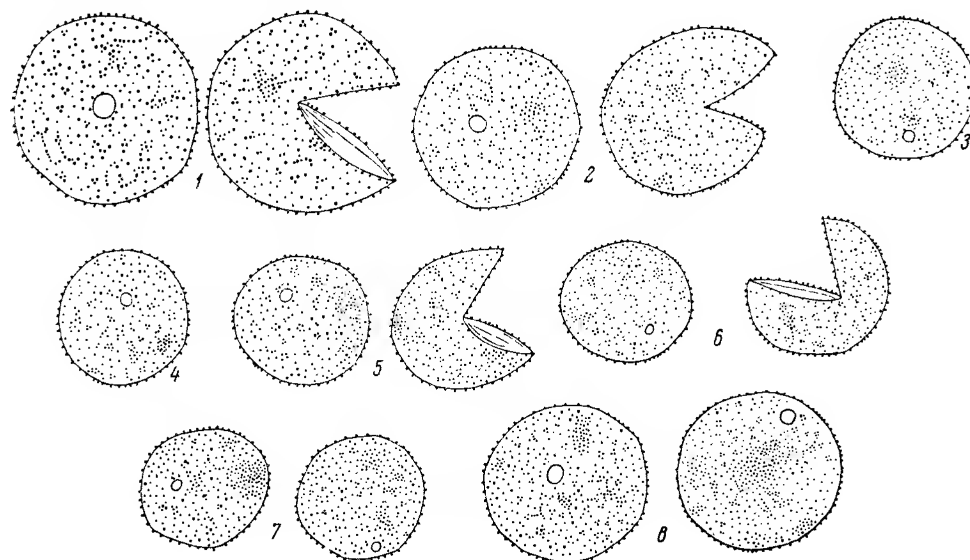


Рис. 1. Строение экзины разных видов можжевельников и биоты восточной (увел. 630).

Можжевельники: *1* — зеравшанский; *2* — туркестанский; *3*, *4* — обыкновенный; *5* — полушаровидный; *6* — виргинский; *7* — казацкий; *8* — биота восточная.

ложении и строении скульптурных элементов экзины у отдельных видов нами не обнаружены.

На всех наших препаратах пыльцы отчетливо наблюдалась пора. Пора округлая, от 1.0—1.5 μ в диаметре у можжевельника казацкого до 3—3.2 μ у можжевельника зеравшанского, хотя средние ее размеры, как видно из приведенных ниже цифр (см. таблицу), несколько меньше. Пору следует искать не в лопнувшей экзине, так как разрыв экзины часто проходит через пору и замаскировывает ее. Величина поры, как видно из таблицы, находится в прямой зависимости от величины пыльцевого зерна.

Размеры экзины и поры пыльцевых зерен у разных видов можжевельника

Виды		Диаметр экзины (в μ)		Диаметр поры (в μ)	
		от—до	средний	от—до	средний
Можжевельник	зеравшанский	28.5—32.5	29.9	2.7—3.2	2.9
	туркестанский	24.2—26.8	25.2	2.1—2.4	2.2
	обыкновенный	20.5—24.0	22.0	1.4—1.9	1.8
	полушаровидный	19.3—22.8	21.2	1.5—1.9	1.6
	виргинский	18.5—21.3	19.6	1.2—1.6	1.4
	казацкий	18.5—20.5	19.5	1.0—1.5	1.3
Биота восточная		24.7—27.8	26.3	1.9—2.3	2.1

Какую же функцию выполняет пора? Необходимость отверстия в экзине пыльцевого зерна можжевельников обусловлена особым механизмом прорастания пыльцы. Пыльцевые зерна можжевельников снабжены двуслойной интиной. Попадая во влажную среду, одноклеточное пыльцевое зерно начинает интенсивно впитывать влагу.

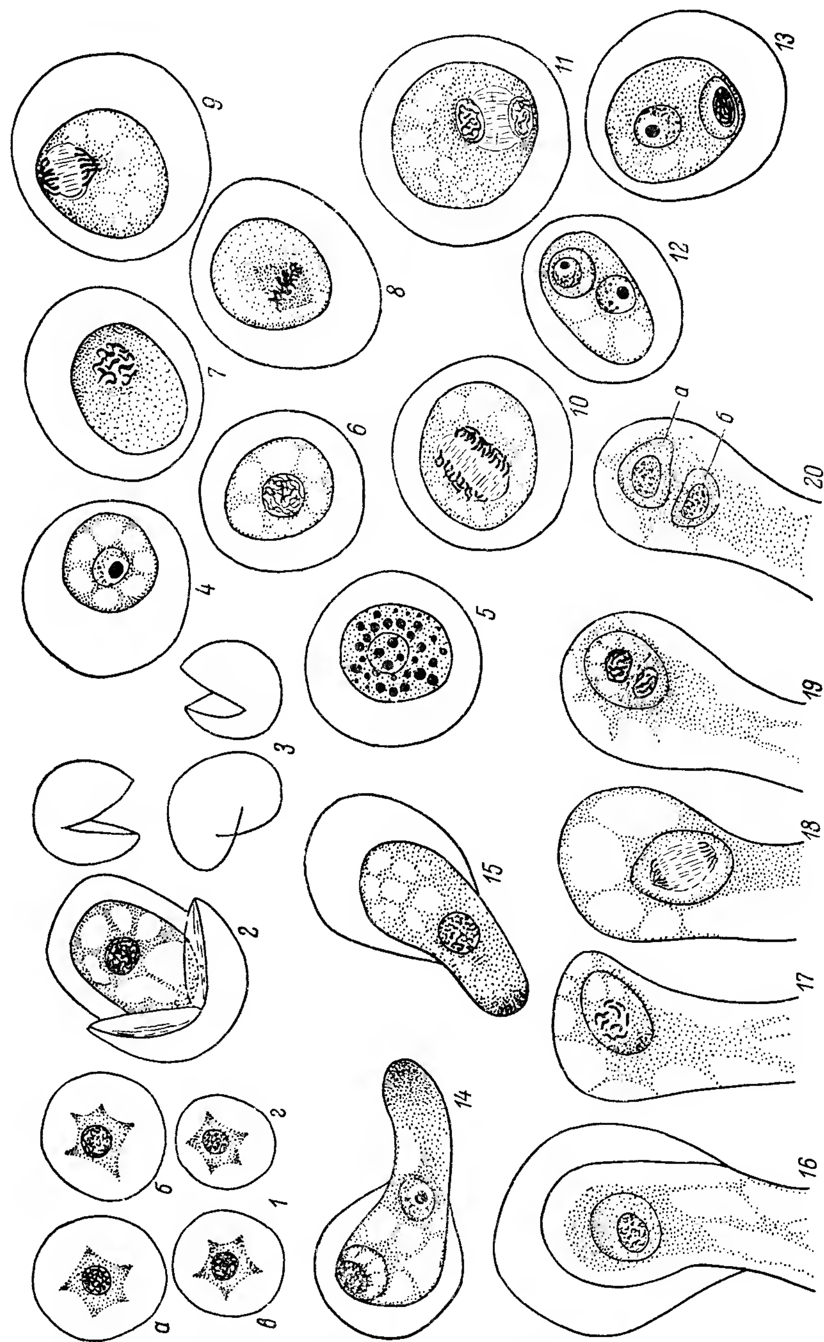


Рис. 2. Развитие пыльцы разных видов можжевельника и ее прорастание на искусственной питательной среде (увел. 280).

1 — одноклеточные пыльцевые зерна: *а* — можжевельника туркестанского, *б* — можжевельника зеравшанского, *в* — можжевельника полушаровидного, *г* — можжевельника казацкого; *2* — набухание интины, разрыв и отделение экзины у можжевельника зеравшанского; *3* — отделившаяся экзина; *4* — пыльцевое зерно можжевельника полушаровидного в окружении внешнего слоя интины; *5* — пыльцевое зерно можжевельника зеравшанского, обработанное реактивом Люголя через 1—2 суток после посева; *6* — профаза ядра пыльцевого зерна можжевельника казацкого; *7* — метафаза ядра пыльцевого зерна можжевельника полушаровидного; *8* — метафаза ядра пыльцевого зерна можжевельника казацкого; *9* — анафаза ядра пыльцевого зерна можжевельника полушаровидного; *10* — анафаза ядра пыльцевого зерна можжевельника виргинского; *11* — телофаза ядра пыльцевого зерна можжевельника туркестанского; *12* — двуклеточное пыльцевое зерно можжевельника казацкого; *13* — двуклеточное пыльцевое зерно можжевельника полушаровидного; *14* — прорастание пыльцы можжевельника казацкого; *15* — молодая одноядерная пыльцевая трубка можжевельника казацкого; *16* — верхняя часть пыльцевой трубки можжевельника зеравшанского под защитой интины на 10—13-й день после посева (антеридиальная клетка не приступила к делению); *17—19* — верхняя часть пыльцевой трубки можжевельника туркестанского на *11—12*-й день после посева (интина сброшена, видны фазы деления антеридиальной клетки); *20* — верхняя часть пыльцевой трубки можжевельника полушаровидного на *15—16*-й день после посева, видны базальная (*а*) и генеративная (*б*) клетки.

Внешний слой интины, обладающий большой гигроскопичностью, при этом сильно разбухает и оказывает большое давление на экзину. В результате экзина разрывается, полностью отслаивается и обособляется от пыльцевого зерна. Освободившийся от давления экзины, набухший внешний слой интины свободно отходит от ее внутреннего слоя, ограничивающего клеточное содержимое, и окружает его на некотором расстоянии (рис. 2, *1—4*). Все это происходит, как показали наши наблюдения, уже через 5—10 минут после посева пыльцы на питательную среду. Через 2—3 часа после посева основная масса пыльцы успевает «обнажиться» (рис. 3). Пора во всех этих процессах играет определенную роль: через нее влага проникает в пыльцевое зерно к интине. В этом и состоит функция поры в прорастании пыльцы.

Через 1—2 суток после посева пыльцевые зерна заметно увеличиваются в размере, а в их протоплазме начинается интенсивный синтез крахмала (рис. 2, *5*). Через 2 суток у можжевельников туркестанского и полушаровидного и через 3 суток у мож-



Рис. 3. Пыльцевые зерна можжевельника зеравшанского через 2—3 часа после посева на питательную среду.

1 — внешний слой интины; *2* — внутренний слой интины; *3* — отделившаяся экзина.

жевельников зеравшанского и виргинского микроспора приступает к делению. Наблюдаются нормальные митотические фазы, приводящие к образованию маленькой антеридиальной клетки (рис. 2, *6—13*). Как правило, лишь вслед за этим начинается собственно прорастание пыльцы (рис. 2, *14*). Лишь в очень редких случаях у можжевельника казацкого можно было наблюдать выпячивание протопласта и образование коротенькой пыльцевой трубки в еще неразделившейся микроспоре (рис. 2, *15*).

В образовании пыльцевой трубки участвует только внутренний слой интины пыльцевого зерна, нередко дающий 2 или более ответвлений. Пыльцевая трубка в этих случаях по своей форме очень напоминает псевдоподии амебы. Внешний слой интины, прободаемый растущим концом пыльцевой трубки, остается некоторое время в области микроспоры и в последующем росте пыльцевых трубок не принимает никакого участия. Иногда и он в свою очередь разрывается и сбрасывается.

На 4—5-й день после посева пыльцы можжевельников туркестанского и полушаровидного и на 5—6-й день после посева пыльцы можжевельников зеравшанского и виргинского начинается дружный рост пыльцевых трубок. Количество проросших пыльцевых зерен в наших опытах превышало 90% у можжевельника полушаровидного, снижаясь до 80% у можжевельников зеравшанского и виргинского, до 72—73% у можжевельника туркестанского и до 65—67% у можжевельника казацкого. На интенсивность прорастания пыльцы большое влияние оказывает температура. Понижение ее до 12—13° задерживало прорастание пыльцы на несколько дней, а наиболее энергичный рост пыльцевых трубок у всех исследованных видов наблюдался при 23—24°.

По мере роста пыльцевой трубки вегетативное ядро с основной массой крахмалоносной протоплазмы передвигается в ее растущий конец, а антеридиальная клетка остается у стенки пыльцевого зерна. Лишь на 10—13-й день после посева антеридиальная клетка, округляясь, отходит от стенки пыльцевого зерна. В большинстве случаев

на наших препаратах мы не наблюдали начала ее деления вследствие зарастания питательной среды грибными гифами и гибели пыльцевых трубок (рис. 2, *16*).

Деление антеридиальной клетки в условиях культуры удалось наблюдать лишь в отдельных пыльцевых трубках можжевельника туркестанского на 11—12-й день после посева и у можжевельника полушаровидного — на 15—16-й день после посева пыльцы на среду (рис. 2, *17—20*). Поэтому последующие фазы развития мужского гаметофита были нами прослежены уже на материале, собранном в природе, — на срезах через опыленные семяпочки.

Семяночка у можжевельников прямая, крассинуцеллятная. Ко времени опыления она состоит из нуцеллуса и интегумента, образующего в верхней части широкий пыльцевход — микропиле (табл. I, *1*).

Прорастание микроспор у большинства голосемянных происходит внутри микроспорангиев, однако у можжевельников пыльца рассеивается еще в фазе одноядерных микроспор. Обычно на каждую женскую шишку попадает сразу несколько пыльцевых зерен. Всасываясь вместе с капелькой жидкости, выделяемой семяночкой через микропиле, они попадают по микропилярному каналу на верхушку нуцеллуса семяпочки. Здесь и происходит дальнейшее развитие пыльцы и формирование мужского гаметофита.

Вскоре после опыления клетки внутреннего эпидермиса интегумента начинают расти в радиальном направлении и постепенно закрывают микропиле (табл. I, *2*). Одновременно разрастаются и становятся мясистыми чешуи женских шишек. Постепенно обрастая семяпочки, они полностью смыкаются над ними. В итоге семяпочки оказываются заключенными внутри молодой шишкоягоды.

Характеристику этапов развития генеративной сферы у изученных видов начнем с можжевельника зеравшанского. Материал по этому виду собран в 1961—1962 гг. в Кураминском хребте. Опыление семяпочек у него происходит в начале апреля. Одноядерное пыльцевое зерно на верхушке нуцеллуса семяпочки делится в начале мая, т. е. через 20—25 дней после опыления. И только в середине мая развиваются пыльцевые трубки, которые внедряются в верхушку нуцеллуса и растут вниз (табл. I, *3*).

Рост пыльцевых трубок происходит очень медленно. К началу июня они успевают пройти лишь четверть верхушки нуцеллуса. Антеридиальная клетка к этому времени делится на 2: генеративную и базальную (табл. II, *4*). Последняя, так же как и вегетативное ядро, вскоре начинает обнаруживать признаки дегенерации. Генеративная клетка по мере дальнейшего роста пыльцевых трубок по ткани нуцеллуса сильно увеличивается в размере (табл. II, *13*).

К концу июля пыльцевые трубки проходят весь путь по нуцеллусу и вступают в соприкосновение с периферическими клетками верхушки женского гаметофита. К этому времени приурочено деление генеративной клетки, завершающееся образованием 2 типичных клеток-спермиев с густозернистой протоплазмой, большим ядром, дающим слабую реакцию Фельгена, и хорошо выраженным ядрышком. Имея при своем возникновении полушаровидную форму, они лежат вплотную друг к другу, однако вскоре отделяются и приобретают сферическую форму (табл. II, *16—17*).

Развитие женского гаметофита можжевельника зеравшанского начинается уже после опыления, с середины мая, и проходит в 2 фазы. Первая фаза характеризуется свободными делениями ядра мегаспоры и продолжается до конца июня. В результате развивается массивное ценоцитное образование.

Во второй фазе, наблюдающейся с начала июля, происходит образование перегородок между свободными ядрами (табл. III, *3*). Из периферических клеток верхушки женского гаметофита развиваются архегонии. Последние располагаются обычно единым комплексом (до 32 архегониев в одной семяпочке) в общей камере, в верхней части женского гаметофита. Архегоний можжевельника зеравшанского состоит из длинной центральной клетки и 4 клеток шейки, располагающихся в одной плоскости. Типично положение ядра центральной клетки: оно всегда расположено в верхней части клетки над большой вакуолью.

В отдельных семяпочках, помимо общего архегониального комплекса, иногда наблюдается образование дополнительных архегониев. Располагаясь одиночно или целыми группами, дополнительные архегонии обычно ориентированы в самых различных плоскостях.

У основной массы семяпочек можжевельника зеравшанского развитие женского гаметофита завершается к концу июля образованием яйцеклетки и брюшного канальцевого ядра. Последнее вскоре после своего образования начинает дегенерировать, в то время как оплодотворенное ядро яйцеклетки опускается на дно архегония и делится там, давая начало предзародышу.

Таким образом, от опыления до оплодотворения у можжевельника зеравшанского протекает значительный промежуток времени — около 4 месяцев.

Развитие генеративной сферы у можжевельника полушаровидного, как показали наши наблюдения на материале, собранном в 1963 г. в Туркестанском хребте, протекает значительно более быстрыми темпами.

Прорастающие двухядерные пыльцевые зерна и молодые пыльцевые трубки на верхушке нуцеллуса семяпочки наблюдались к концу апреля, т. е. через 20—25 дней после опыления (табл. II, *1*). К середине мая пыльцевая трубка с антеридиальной клеткой и вегетативным ядром находилась уже в ткани нуцеллуса; к концу мая она содержала 3 элемента: генеративную клетку и 2 свободных ядра (табл. II, *5*). К этому времени пыльцевая трубка успевает пройти около трети своего пути по нуцеллусу. В течение всего июня, с ростом пыльцевой трубки по ткани нуцеллуса, генеративная клетка

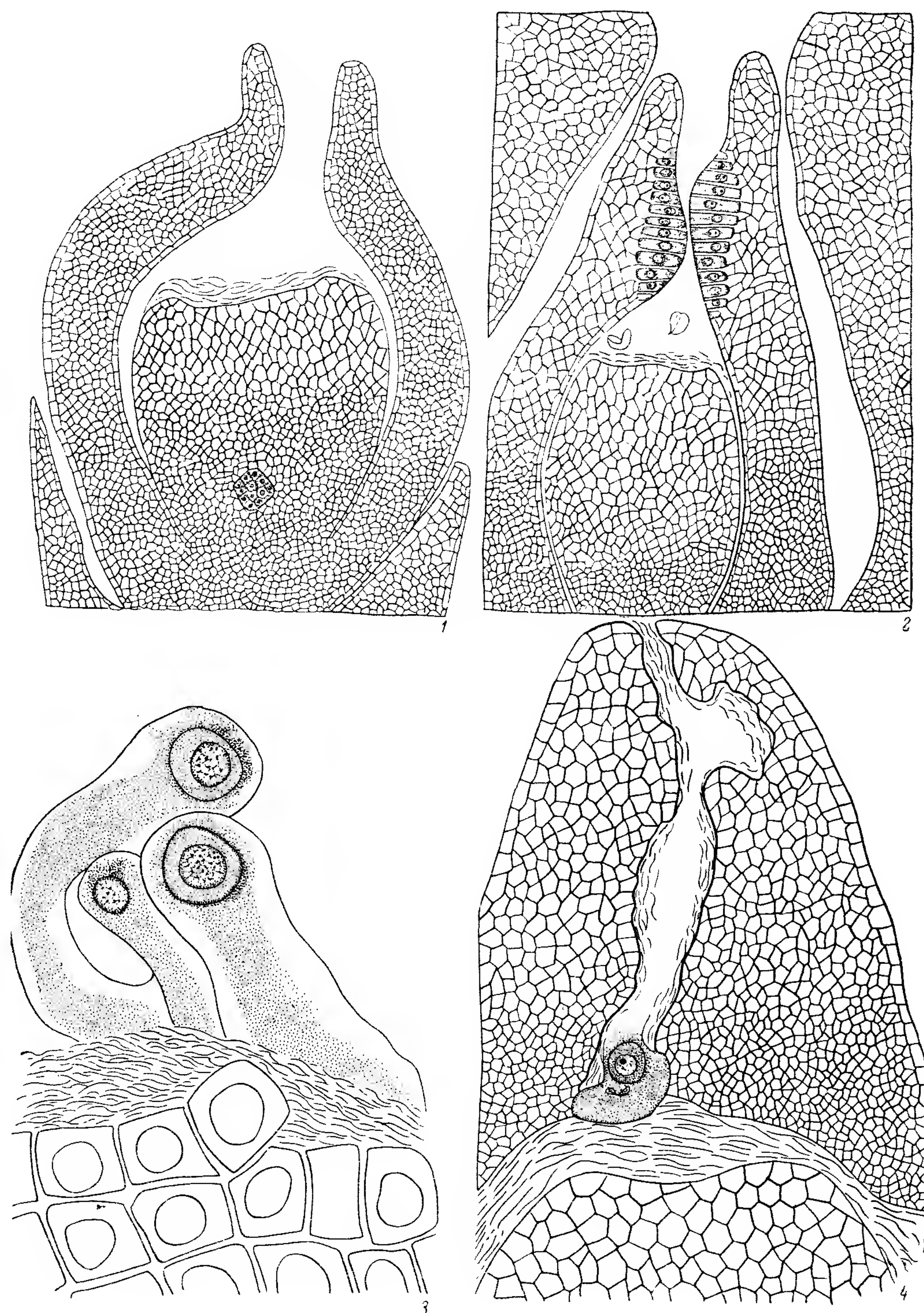


Таблица I

1 — продольный разрез через семяночку можжевельника зеравшанского в период цветения (21 апреля); *2* — разрастание клеток внутреннего эпидермиса интегумента после опыления у можжевельника виргинского (23 марта); *3* — пыльцевые трубки можжевельника зеравшанского внедряются в ткань верхушки нуцеллуса семяпочки (14 мая); *4* — путь пыльцевой трубки по ткани нуцеллуса семяпочки (можжевельник полушаровидный).

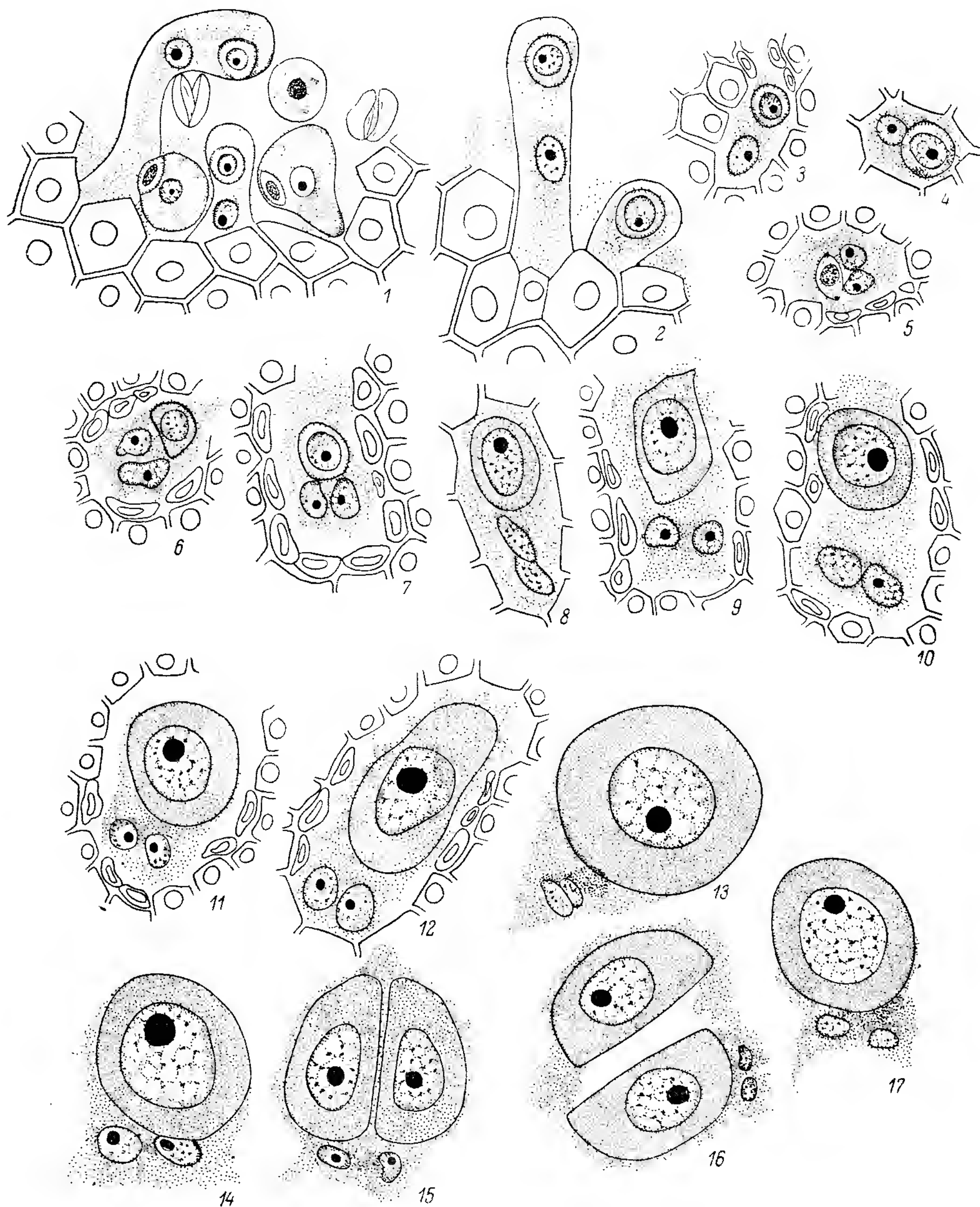


Таблица II

Этапы развития мужского гаметофита у разных видов можжевельника (увел. 280). *1* — прорастание пыльцы можжевельника полушаровидного на верхушке нуцеллуса семяпочки и начало внедрения пыльцевой трубки в ткань нуцеллуса (30 апреля); *2* — молодые пыльцевые трубки можжевельника туркестанского внедряются в ткань верхушки нуцеллуса семяпочки (15 мая); *3* — двуклеточная пыльцевая трубка можжевельника полушаровидного в ткани нуцеллуса (15 мая); *4* — двуклеточная пыльцевая трубка можжевельника зеравшанского в ткани верхушки нуцеллуса (7 июня); *5* — пыльцевая трубка можжевельника полушаровидного с генеративной клеткой и 2 свободными ядрами (30 мая); *6—14* — рост генеративной клетки; *6* — можжевельник виргинский (7 мая); *7* — можжевельник туркестанский (15 мая); *8* — можжевельник зеравшанский (7 июня); *9* — можжевельник виргинский (14 мая); *10* — можжевельник полушаровидный (30 июня); *11* — можжевельник виргинский (14 мая); *12* — можжевельник туркестанский (15 июня); *13* — можжевельник зеравшанский (23 июля); *14* — можжевельник виргинский (24 мая); *15* — спермии можжевельника виргинского (24 мая); *16* — молодые клетки-спермии, свободные ядра дегенерируют (можжевельник зеравшанский, 23 июля); *17* — зрелый спермий можжевельника зеравшанского, свободные ядра дегенерируют (23 июля).

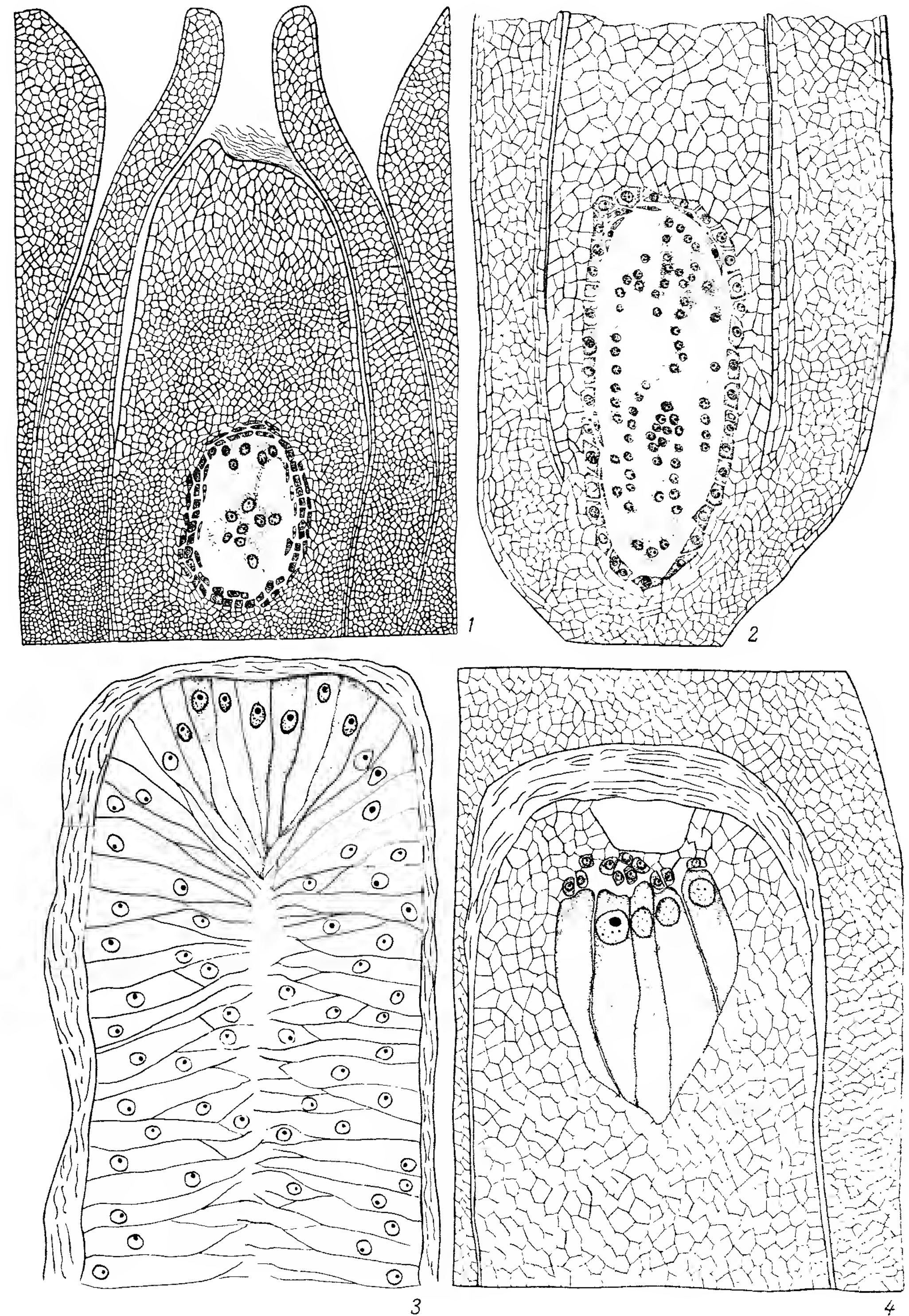


Таблица III

Этапы развития женского гаметофита у разных видов можжевельников. *1* — продольный разрез через семяпочку можжевельника туркестанского (4 апреля), в основании нуцеллуса виден молодой женский гаметофит в нуклеарной фазе; *2* — развивающийся женский гаметофит в нуклеарной фазе (можжевельник виргинский, 7 мая); *3* — образование перегородок между свободными ядрами женского гаметофита — фаза альвеол (можжевельник зеравшанский, 6 июля); *4* — сформированный комплекс архегониев можжевельника полушаровидного (30 июня).

сильно увеличивается (табл. II, *10*). В начале июля пыльцевые трубки подходят к женскому гаметофиту (табл. I, *4*) и около середины июля, т. е. немногим более, чем через 3 месяца после опыления, происходит образование спермиев.

Женский гаметофит у можжевельника полушаровидного начинает развиваться в конце апреля. На препаратах опыленных семяпочек, собранных у этого вида 30 апреля, в основании нуцеллуса мы наблюдали молодой женский гаметофит в первой (нуклеарной) фазе развития. Свободные (без образования перегородок) деления проталлиальных ядер продолжаются в течение всего мая и до конца июня.

В конце июня женский гаметофит переходит ко второй фазе развития — между свободными ядрами закладываются перегородки, формируются архегонии (табл. III, *4*).

Развитие женского гаметофита у можжевельника полушаровидного завершается к середине июля образованием крупного ядра яйцеклетки и небольшого брюшного канальцевого ядра. Последнее, так же как и у можжевельника зеравшанского, не отделяется перегородкой от яйцеклетки и вскоре дегенерирует. Оплодотворение яйцеклетки и первое деление зиготы совершается в середине июля, т. е. немногим позднее чем через 3 месяца после опыления (табл. IV, *3*, *6*).

Еще более быстрыми темпами протекают все эти процессы у можжевельника туркестанского (исследовался материал, собранный в 1963 г. в Туркестанском хребте). На препаратах опыленных семяпочек, собранных у этого вида в начале мая, можно было наблюдать молодые двухклеточные пыльцевые трубки, внедряющиеся в верхушку нуцеллуса (табл. II, *2*). К середине мая, находясь в ткани нуцеллуса близ его верхушки, пыльцевые трубки содержали небольшую генеративную клетку и 2 свободных ядра (табл. II, *7*). Последующий энергичный рост генеративной клетки наблюдался до третьей декады июня (табл. II, *12*) и только в это время, т. е. спустя около 2.5 месяцев после опыления, происходило образование спермиев.

Женский гаметофит у можжевельника туркестанского начинает развиваться значительно раньше, чем у других изученных видов. На препаратах женских шишек, собранных у этого вида в конце марта и в начале апреля, в основании нуцеллуса семяпочки мы уже наблюдали молодой женский гаметофит в первой фазе развития (табл. III, *1*). К концу апреля развивающийся женский гаметофит успевает вытеснить более половины нуцеллуса и в конце мая достигает наибольшего развития. В это время он представляет собой массивный ценоцит широкоовальной формы.

В конце мая—начале июня закладываются перегородки между свободными ядрами. Ядерная фаза сменяется клеточной, дифференцируются инициалы архегониев. Формирование архегониев у этого вида завершается к середине июня. В начале третьей декады июня происходило образование яйцеклеток и оплодотворение.

Для сравнения нами были прослежены основные этапы формирования генеративной сферы у можжевельника виргинского — вида, нашедшего вторую родину в Узбекистане.

Цветение можжевельника виргинского в условиях Ташкента происходит ранней весной (конец февраля—начало марта). Деление микроспоры, находящейся на верхушке нуцеллуса, и образование двухклеточной пыльцы мы наблюдали спустя 25—30 дней после опыления. Вслед за этим начинается развитие пыльцевых трубок, которые внедряются в ткань верхушки нуцеллуса. Рост пыльцевых трубок, так же как это наблюдалось у описанных выше видов, совершается очень медленно. К концу апреля они успевают пройти лишь треть своего пути по нуцеллусу. К этому времени они содержат генеративную клетку и 2 свободных ядра (табл. II, *6*). Далее начинается энергичный рост генеративной клетки, причем оба свободных ядра сильно отстают в развитии от увеличившегося в размерах ядра генеративной клетки (табл. II, *9*, *11*, *14*). К концу мая пыльцевые трубки приходят в соприкосновение с периферическими клетками верхушки женского гаметофита. Генеративная клетка приобретает сферическую форму и тотчас делится с образованием 2 совершенно одинаковых клеток-спермиев (табл. II, *15*).

Женский гаметофит у можжевельника виргинского начинает развиваться после опыления. Первые свободные деления ядра мегаспоры, как показали наши наблюдения на материале, собранном в 1963 г., происходят в начале апреля. Развитие ценоцита продолжается до конца первой декады мая (табл. III, *2*). Только в это время закладываются перегородки между свободными ядрами, начинается развитие архегониев. К середине мая в верхней части женского гаметофита сформировывается комплекс архегониев, но ядро центральной клетки архегония приступает к делению лишь в начале третьей декады мая. Образуется крупное ядро яйцеклетки и небольшое брюшное канальцевое ядро (табл. IV, *1*, *2*). На этом завершается развитие женского гаметофита у можжевельника виргинского. Оплодотворение яйцеклетки и первое деление зиготы совершается в конце мая, т. е. немногим более, чем через 3 месяца после опыления (табл. IV, *4*, *5*, *7*).

Развитие генеративной сферы от опыления до оплодотворения у исследованных нами видов можжевельников охватывает, таким образом, весьма продолжительный промежуток времени. Наиболее длительный период от опыления до оплодотворения отмечен нами у можжевельника зеравшанского (нижний пояс арчевников), он продолжается около 4 месяцев. У можжевельника полушаровидного (средний пояс арчевников) этот период значительно короче — немногим более 3 месяцев; и, наконец, самый короткий — около 2.5 месяцев — у можжевельника туркестанского, произрастающего в верхнем поясе арчевников.

В темпах развития и продолжительности формирования генеративной сферы у разных видов можжевельника, таким образом, хорошо выявляется закономерная связь

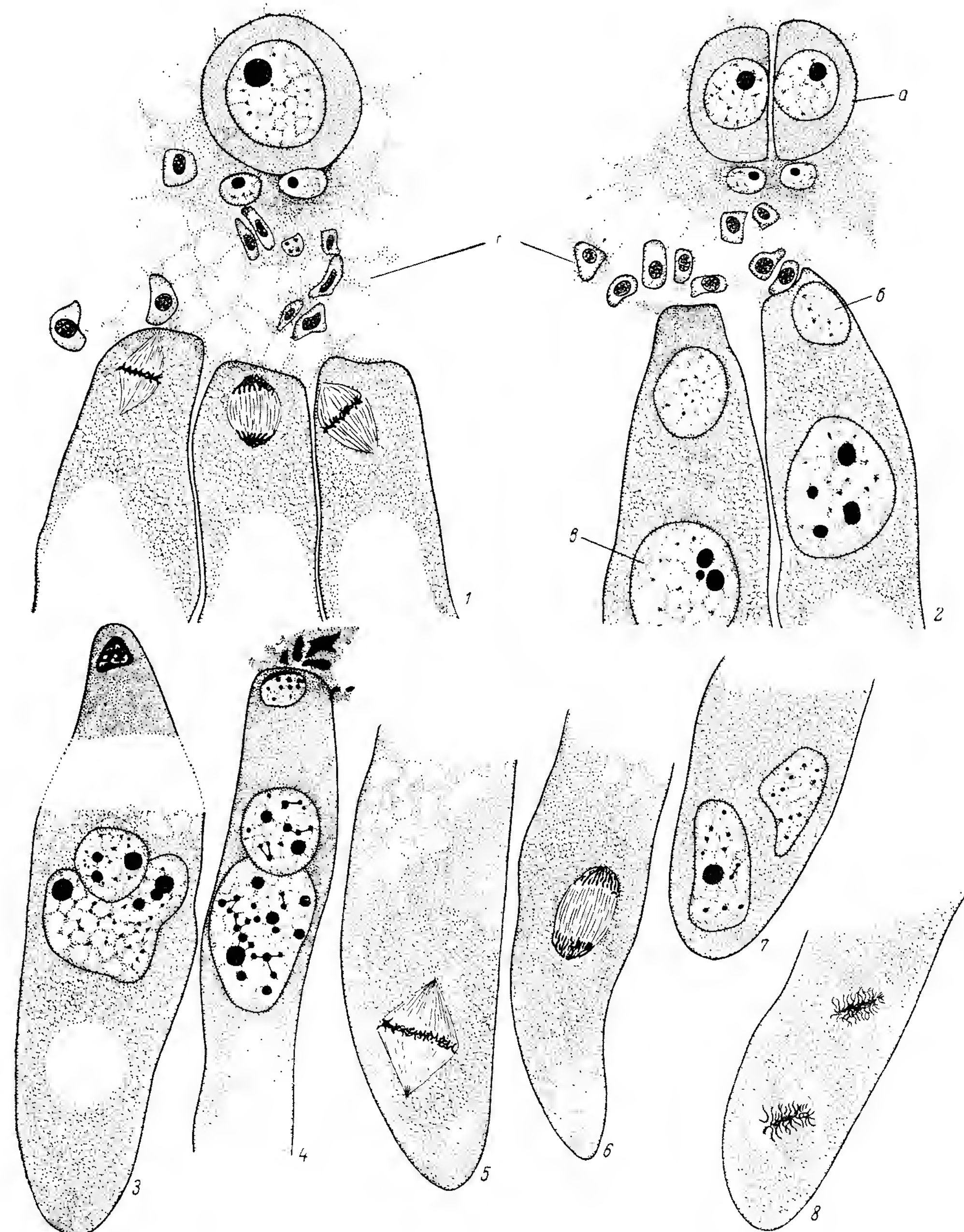


Таблица IV

Оплодотворение (увел. 280).

1 — деление ядра центральной клетки архегония, перед архегониями видна генеративная клетка и 2 свободных ядра пыльцевой трубки (можжевельник виргинский); *2* — генеративная сфера можжевельника виргинского перед оплодотворением (24 мая): *а* — спермии, *б* — брюшное канальцевое ядро, *в* — яйцевое ядро, *г* — шейковые клетки архегониев; *3* — оплодотворение яйцеклетки у можжевельника полушаровидного (15 июля), брюшное канальцевое ядро дегенерирует; *4* — оплодотворение яйцеклетки у можжевельника виргинского (24 мая), брюшное канальцевое ядро и шейка архегония дегенерируют; *5* — метафаза первого деления зиготы можжевельника виргинского (24 мая); *6* — анафаза зиготы можжевельника полушаровидного (15 июля); *7* — двуядерный проэмбрио можжевельника виргинского (24 мая); *8* — метафаза второго деления зиготы у можжевельника зеравшанского (23 июля).

с поясностью арчевых насаждений. С увеличением высоты местности над уровнем моря укорачивается период времени, благоприятного для вегетации. Как реакция на это, у отдельных видов арчи выработалось приспособление — сократилась продолжительность фаз развития, в частности, ускорились темпы развития генеративной сферы.

Как и у видов арчи, характеризующихся двухлетним циклом развития семени, так и у можжевельника виргинского с однолетним циклом развития семени, развитие мужского и женского гаметофитов и оплодотворение завершается всегда в год опыления.

В литературе (Новикова, 1955) имеется указание, что в год опыления пыльцевые трубки у арчи (конкретных видов она не приводит) дорастают до женского гаметофита и впадают «в покой». Дальнейшее их развитие и оплодотворение, как пишет этот автор, происходит на второй год. Проведенные нами исследования этого не подтверждают.

Литература

Арнольди В. М. (1900). Очерк явлений истории индивидуального развития у некоторых представителей группы *Sequoiaceae*. Уч. зап. имп. Московск. унив. Отд. естеств.-истор., 15. — Арнольди В. М. (1907). Морфологические наблюдения над процессом оплодотворения у некоторых голосеменных растений. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., 40, 1. — Беляев В. И. (1892—1893). К учению о пыльцевой трубке голосеменных. В кн.: Классики естествознан. В сб. статей под ред. В. М. Арнольди. (1923), XII. — Вуйцицкий С. (1899). Оплодотворение у хвойных. — Горожанкин И. Н. (1880). О корпускулах в половом процессе у голосеменных растений. Уч. зап. Московск. унив., отд. ест.-истор., 1. — Горожанкин И. Н. (1895). Морфология и систематика архегониальных растений, ч. III. — Коннов А. А. (1963). К экологии цветения арчи. Изв. АН ТаджССР, отд. биолого-естеств. наук, 2/13. — Новикова И. В. (1955). Оплодотворение и развитие семени арчи. ДАН УзССР, 1. — Размологов В. П. (1963). Гистохимические исследования пыльцы и пыльцевых трубок некоторых голосеменных растений. Бюлл. ГБС, 49. — Скробишевский В. (1876). Из истории развития в семействе кипарисовых. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения. I. — Beng H.-J. (1961). Beiträge zur postglazialen Floren und Vegetationsgeschichte in Süddalmatien. Flora, 150, 4. — Bertsch A. (1961). Untersuchungen an rezenten und fossilen Pollen von *Juniperus*. Flora, 150, 4. — Bredemann G. u. W. Kötter. (1931). Zur Entwicklungsgeschichte der Wacholdebeeren. Arch. Pharmaz. u. Ber. Deutsch. Pharmaz. Ges., 269, 41. — Chamberlain C. J. (1935). Gymnosperms, structure and evolution. — Müller-Stoll W. R. (1948). Zytomorfologische Studien am Pollen von *Taxus baccata* und anderen Koniferen. Planta, 35 5/6. — Noren C. O. (1904). Die Befruchtung bei *Juniperus communis*. Arkiv för Botanik, 3, 11. — Noren C. O. (1907). Zur Entwicklungsgeschichte der *Juniperus communis*. Uppsala Universitets Arsskrift, 213, 64 S. — Ottley A. M. (1909). The development of the gametophytes and fertilisation in *Juniperus communis* and *Juniperus virginiana*. Bot. Gaz., 48, 1. — Schnarf K. (1933). Embryologie der Gymnospermen. — Singh H. a. J. P. Oberoi. (1962). A contribution to the life history of *Biota orientalis* Engl. Phytomorphology, 12, 4. — Sludsky N. (1905). Über die Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis*. Berichte Deutsch. Bot. Gesellsch., 23, 5. — Tang S. H. (1948). Observations on the embryology of *Juniperus chinensis*. Bot. Bull. Acad. Sinica, 2 (1).

Ташкентский
государственный университет
и
Среднеазиатский
научно-исследовательский
институт лесного хозяйства.

(Получено 12 IV 1965).

УДК 537.533.35 : 581.45 : 581.821 : 582.542

Е. А. Мирославов

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ УСТЬИЦ ЛИСТА РЖИ

SECALECEREALE L.

С 4 таблицами рисунков и 1 рисунком

В силу исключительно важной роли устьичного аппарата изучению работы устьиц всегда уделялось большое внимание. Однако, несмотря на интенсивную разработку проблемы устьичных движений, механизм движения замыкающих клеток устьиц до настоящего времени остается неясным. Все теории, так или иначе объясняющие это явление, оказываются несостоятельными. Так, основное положение классической теории, согласно которой движение устьиц происходят за счет изменения тургорного давления, благодаря превращению сахара в крахмал и крахмала в сахар не согласуется с фактическим материалом, полученным за последнее время. Показано, что ритм превращения крахмала в сахар и сахара в крахмал не совпадает с ритмом движения замыкающих клеток (сводка литературы по этому вопросу дана в статье Ketellapper, 1963). Делаются попытки дать другое объяснение динамике крахмала замыкающих клеток устьиц. Согласно новой теории (Williams, 1954), реакция крахмал ⇄ сахар имеет второстепенное — стабилизирующее значение. Но и в этой схеме многое остается неясным. Не получили также признания ассимиляционная теория, теория проницаемости плазмы и др. Кетеллаппер (Ketellapper, 1963) в критическом обзоре литературы по физиологии устьиц пишет, что, несмотря на громадные усилия в течение более чем 100 лет, механизм устьичного движения остается неясным.

Стремясь понять механизм движения устьиц, ученые главным образом исследуют различные физиологические процессы, происходящие в замыкающих клетках. Очень много работ посвящено изучению влияния различных факторов на движение устьиц (свет, температура, влажность, углекислый газ и т. д.). Вместе с тем изучению структуры уделяется неоправданно мало внимания и это является, по нашему мнению, одной из основных причин, тормозящих развитие представлений о механизме устьичных движений. При построении гипотез устьичных движений физиологи исходят из довольно старых данных световой микроскопии. Что касается электронной микроскопии, то в известной нам литературе имеется всего три работы, посвященные изучению тонкого строения замыкающих клеток (Huber и др., 1956; Setterfield, 1957; Brown a. Johnson, 1962). При этом одна из указанных работ (Setterfield, 1957) касается лишь строения клеточных оболочек. Сопровождающие клетки, которые являются неотъемлемой частью устьица, вообще не изучались под электронным микроскопом. Дальнейшее изучение тонкой структуры клеток устьиц составляет задачу настоящего исследования.

Материал и методика

Нами исследовались устьица листа ржи *Secale cereale* L. Для фиксации мы брали нижний эпидермис молодого листа, снятый со слоем субэпидермальных клеток. Кусочки снятого эпидермиса размером 1 × 4 мм фиксировались по Колфилду в течение 15 минут при температуре 0° и pH — 7.4. После фиксации материал промывали 30%-м спиртом и проводили через 30, 40, 50, 70, 85 и 96%-е спирты, по 15 минут в каждом. В 100%-м спирте и смеси метакрилатов со спиртом кусочки эпидермиса выдерживались по 30 минут, а в чистой смеси метакрилатов — один час. Материал помещали в смесь метилметакрилата и бутилметакрилата в отношении 1 : 3. Срезы делали на ультрамикротоме УМД-5 и контрастировали свинцом по Рейнольдсу в течение 10 минут. Исследование проводилось на электронном микроскопе второго класса Тесла BC-242 с разрешающей способностью 35 Å. Три снимка сделаны на электронном микроскопе JEM-6C (табл. I, табл. II, *3*, табл. IV, *3*).

Результаты исследования

Прежде чем перейти к изложению полученных данных коротко остановимся на строении устьица злаков.

Устьице злаков состоит из двух удлиненных замыкающих клеток, между которыми находится устьичная щель (см. рисунок). Концы клеток вздуты и имеют тонкую оболочку. В средней части диаметр меньше и оболочка очень сильно утолщена. В замыкающих клетках имеется вытянутое параллельно щели устьица ядро, которое соответственно форме клетки на концах расширяется, а в средней части вытянуто в тонкий тяж. В расширенных частях клетки находится большое количество хлоропластов и митохондрий. Как показали электронномикроскопические исследования (Brown a. Johnson, 1962), ламеллярная система хлоропластов развита очень слабо и клеточные оболочки между замыкающими клетками у концов устьица имеют перфорации. Вакуоль, по последним данным (Brown a. Johnson, 1962), в замыкающих клетках отсутствует. С замыкающими клетками граничат сопровождающие. Они вытянуты, вакуолизированы и имеют округлое ядро и лейкопласты.

Перейдем к изложению полученных данных. В расширенной части замыкающих клеток имеются пластиды. Обычно считают, что это типичные хлоропласты. Однако по своему строению пластиды замыкающих клеток очень сильно отличаются от хлоропластов, находящихся в клетках мезофилла листа (табл. I). Ламеллярная система этих пластид развита очень слабо, здесь нет типичных гран и можно наблюдать лишь небольшое количество двойных мембран, которые, видимо, здесь и представляют собой очень сильно редуцированные граны. Пластиды замыкающих клеток имеют двойную оболочку (табл. I). Как правило, в пластидах находятся крупные крахмальные зерна. Довольно часто в них встречаются и осмиефильные глобулы (табл. I).

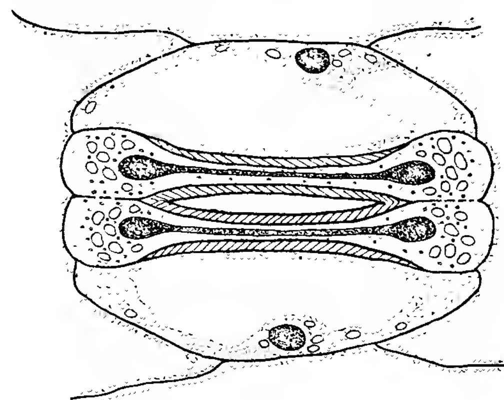
Обращает на себя внимание большое количество митохондрий (табл. II, *1*). Здесь их значительно больше, чем в обычных клетках эпидермиса (табл. IV, *3*). Митохондрии развиты нормально. Хорошо видны кристы и двойные мембраны оболочки (табл. III, *3*). Эндоплазматическая сеть на поперечных срезах замыкающих клеток имеет вид кружочков различной формы и величины (табл. I).

Вопреки данным Брауна и Джонсона (Brown, Johnson, 1962), нами были обнаружены вакуоли в замыкающих клетках. Вакуоль находится в расширенной части клетки. На электронограмме отчетливо виден тонопласт, отделяющий содержимое вакуоли (табл. II, *1*). Вакуоль пронизана цитоплазматическими тяжами, в которых нередко встречаются митохондрии. В устьичных клетках находятся и так называемые толсто-

стенные вакуоли. Они очень мелкие. Оболочки, отграничивающие такие вакуоли, толстые (табл. III, *1*).

Интересной особенностью строения устьица является наличие крупных перфораций в клеточной стенке, разделяющей расширенные части замыкающих клеток (табл. IV, *4*). Эти перфорации в виде широких сквозных отверстий не имеют ничего общего с порами, обычно встречающимися в клетках и представляющими собой утонченное место оболочки. Величина перфораций может быть весьма значительной. В ряде случаев были обнаружены отверстия, достигающие 4—5 μ. Таким образом, цитоплазма одной замыкающей клетки непосредственно соединяется с цитоплазмой другой замыкающей клетки. При этом и плазмалемма одной клетки соединяется с плазмалеммой другой, образуя непрерывную мембрану (табл. III, *4*).

Было также обнаружено, что и некоторые органоиды могут быть общими для двух замыкающих клеток. На электронограмме (табл. II, *4*) хорошо видно, что одна часть пластиды находится в одной клетке, а другая часть этой же пластиды через перфорацию клеточной стенки заходит в другую замыкающую клетку. Такие явления наблюдались довольно часто и были обнаружены не только у устьиц ржи, но и в замыкающих клетках пшеницы *Tritium durum* Desf. (табл. III, *1*). На этой фотографии также хорошо видно, что пластида как бы переходит из одной замыкающей клетки в другую. Следует, однако, подчеркнуть, что в данных случаях с полной уверенностью можно говорить лишь об общности этих пластид для двух замыкающих клеток.



Схематический рисунок устьица злаков.

Слияние содержимого замыкающих клеток оказывается настолько полным, что вакуоли этих клеток, соединяясь, образуют одну общую вакуоль (табл. II, *1*). У тонопластов замыкающих клеток, так же как и у плазмалемм, наблюдается непрерывная связь, так что образуется общая для обеих клеток мембрана (табл. II, *1*).

Перейдем к характеристике сопровождающих клеток. Цитоплазма сопровождающих клеток, так же как и цитоплазма замыкающих клеток, богата различными органоидами. В сопровождающих клетках находятся крупные лейкопласты (табл. II, *2*). Лейкопласты этих клеток нередко имеют большое количество осмиефильных глобул (табл. IV, *5*). Количество митохондрий в сопровождающих клетках также довольно велико (табл. II, *2*). Очень часто встречаются и диктиосомы. Здесь их значительно больше, чем в обычных клетках эпидермиса и даже в замыкающих клетках (табл. IV, *1*). Ядро сопровождающих клеток округлое. Оно имеет выросты и впячивания (табл. III, *2*). В центре клетки находится крупная вакуоль (табл. IV, *1*). Отличительной чертой строения сопровождающих клеток является сильно развитая эндоплазматическая сеть, представленная канальцами, тянущимися параллельно клеточной стенке (табл. II, *3*). Система канальцев эндоплазматической сети тянется вдоль внутренней стенки сопровождающей клетки до того места, где сопровождающая клетка примыкает к замыкающей. Эндоплазматическая сеть сопровождающих клеток шероховатая.

Итак, строение устьиц листа ржи характеризуется следующими основными особенностями: 1) замыкающие клетки не имеют типичных хлоропластов; ламеллярная система пластид развита очень слабо; 2) в замыкающих клетках находится большое количество митохондрий; 3) в концах замыкающих клеток имеются вакуоли; 4) клеточная оболочка между замыкающими клетками у концов устьица имеет крупные перфорации; благодаря этому цитоплазма замыкающих клеток имеет непосредственный контакт и некоторые органоиды этих клеток являются общими; сливаются и вакуоли замыкающих клеток, образуя одну общую вакуоль.

Для сопровождающих клеток характерно: 1) наличие крупных лейкопластов; 2) большое количество диктиосом и митохондрий; 3) сильно развитая шероховатая эндоплазматическая сеть, представленная канальцами.

Перечисленные структурные особенности клеток устьица позволяют сделать следующие предположения.

1. Не только замыкающие, но и сопровождающие клетки принимают активное участие в движении устьиц, поскольку цитоплазма как тех, так и других богата различными органоидами.

2. Наличие большого количества митохондрий в замыкающих и сопровождающих клетках свидетельствует о том, что при движении устьиц как те, так и другие клетки затрачивают большое количество энергии.

3. Фотосинтез замыкающих клеток, по-видимому, не может иметь решающего значения в механизме устьичных движений, так как в этих клетках нет нормально развитых хлоропластов.

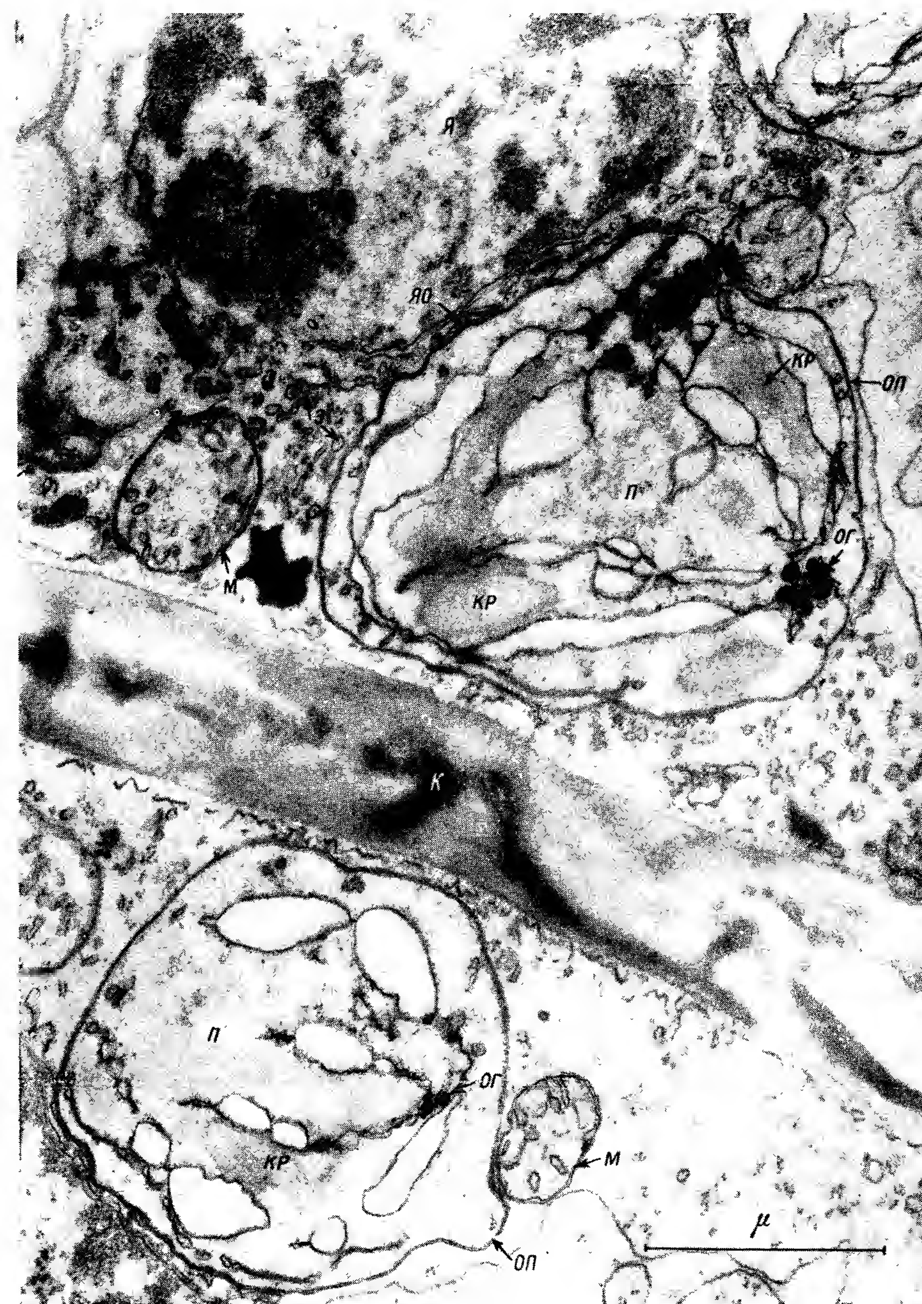


Таблица I

Фрагмент поперечного среза расширенной части замыкающих клеток устьица ржи. *я* — ядро; *яо* — ядерная оболочка; *п* — пластида замыкающей клетки; *оп* — оболочка пластиды; *кр* — крахмальное зерно; *ог* — осмиефильные глобулы; *м* — митохондрия; *к* — клеточная стенка, разделяющая замыкающие клетки; *э* — эндоплазматическая сеть.

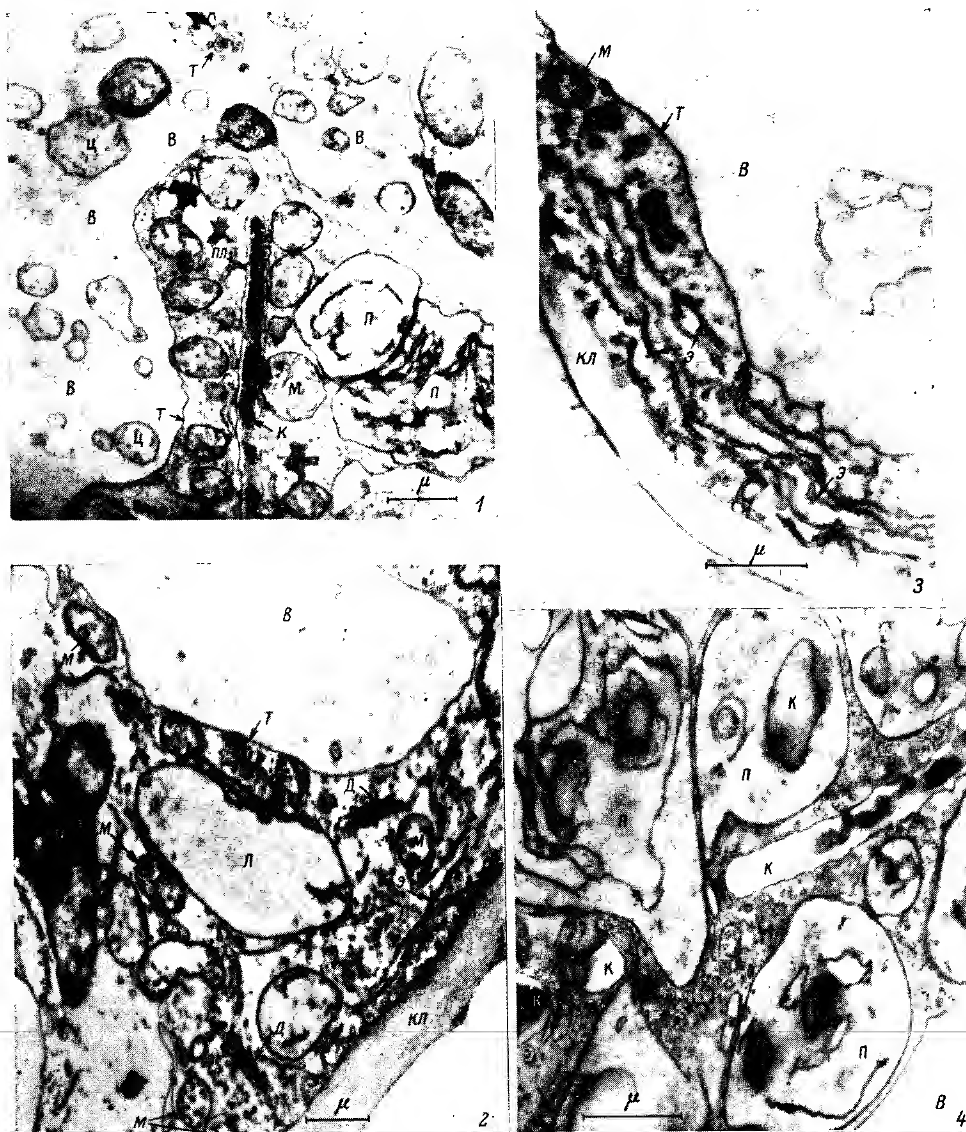


Таблица II

1, 4 — фрагменты поперечных срезов расширенной части замыкающих клеток устьица ржи; *2, 3* — фрагменты поперечных срезов средней части сопровождающих клеток устьица ржи;

л — лейконласт; *д* — диктиосома; *в* — вакуоль; *пл* — плазмалемма; *т* — тононласт; *ц* — цитоплазматические тяжи; *кл* — клеточная стенка. Остальные обозначения те же, что и на табл. I.

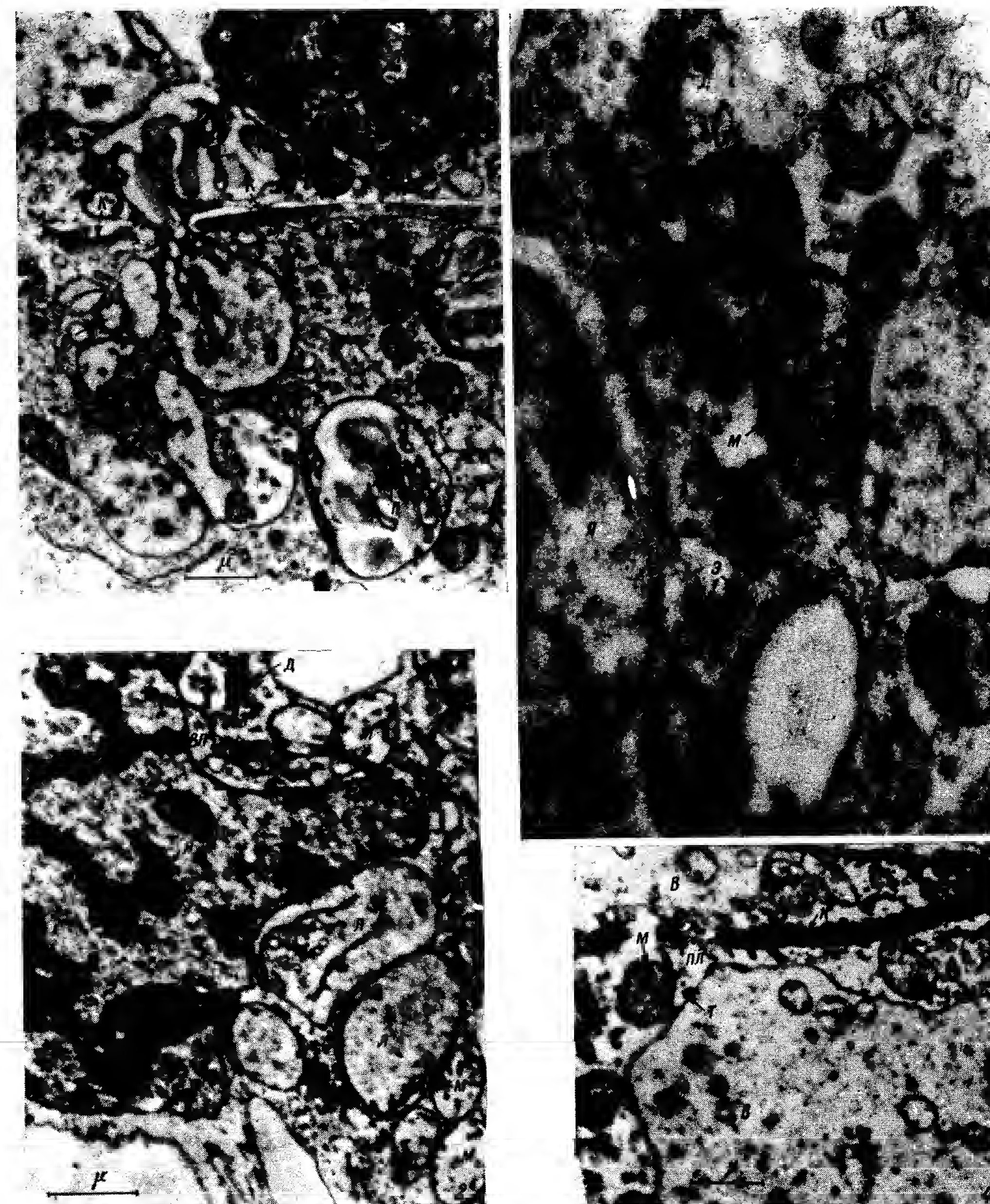


Таблица III

1 — фрагмент поперечного среза расширенной части замыкающих клеток устьица пшеницы; *2* — фрагмент поперечного среза сопровождающей клетки устьица ржи; *3, 4* — фрагменты поперечных срезов расширенной части замыкающих клеток устьица ржи; *тв* — толстостенная вакуоль; *вр* — выросты ядра; *вп* — впячивания ядра; *стрелкой* показан хроматин. Остальные обозначения те же, что и на предыдущих таблицах.

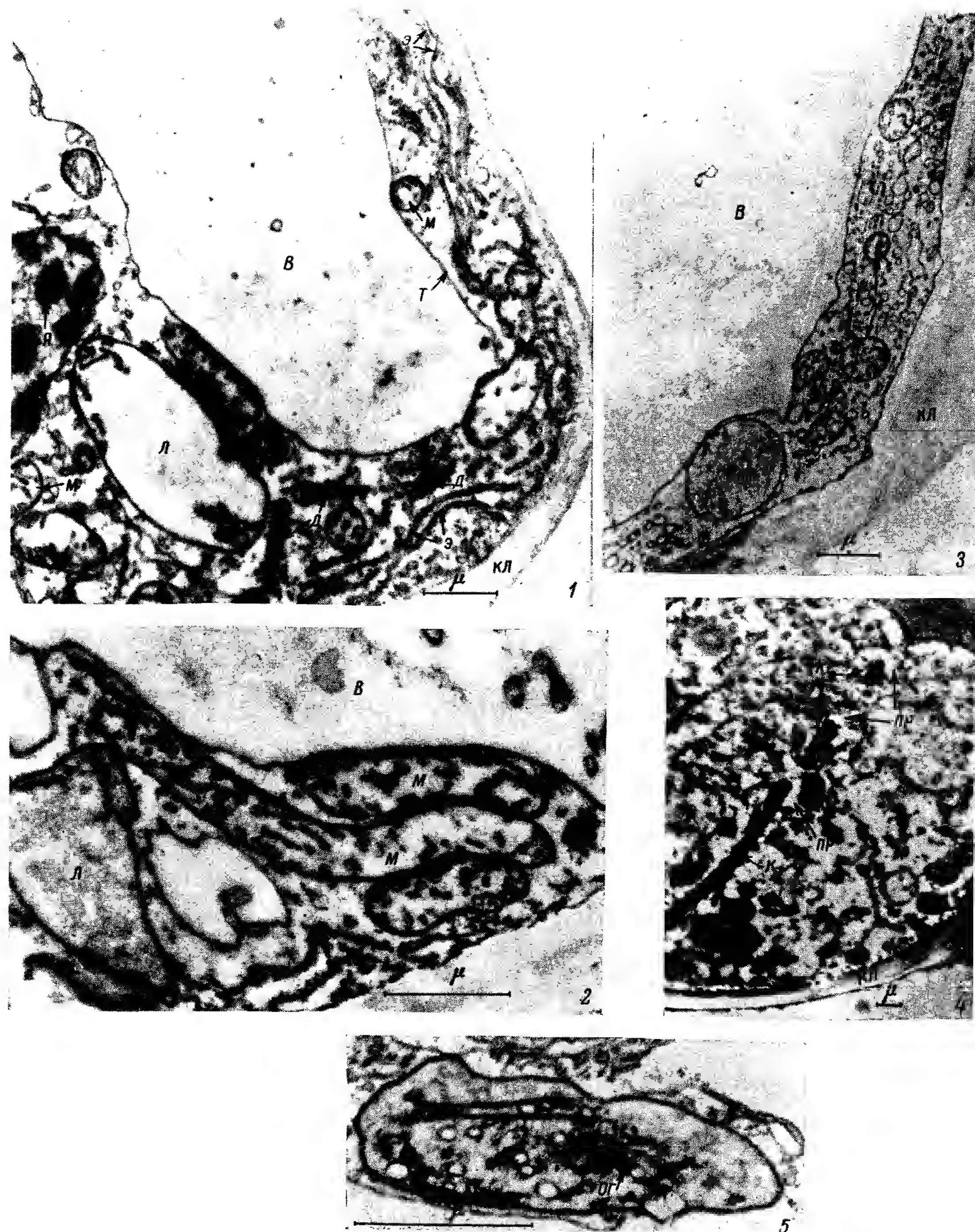


Таблица IV

1, 2 — фрагменты нонеречных срезов средней части сопровождающих клеток устьица ржи; *3* —фрагмент поперечного среза клетки эпидермиса листа ржи; *4* — фрагмент поперечного среза расширенной части замыкающих клеток устьица ржи; *5* — лейкопласт сопровождающей клетки устьица ржи; *пр* — перфорации. Остальные обозначения те же, что и на предыдущих таблицах.

4. Благодаря непосредственному контакту цитонлазмы, наличию общих органоидов и слиянию вакуолей замыкающих клеток в их работе достигается наибольшая согласованность.

Выражаю глубокую благодарность заведующему Лабораторней эволюционной морфологии Института эволюционной биохимии и физиологии им. И. М. Сеченова АН СССР докт. биологических наук Якову Абрамовичу Винникову за любезно предоставленную возможность сделать несколько снимков на микроскопе JEM-6C и сотруднику упомянутой лаборатории В. И. Говардовскому, выполнившему эти снимки.

Литература

Brown W. V. a. S. C. Johnson. (1962). The fine structure grass of the guard cell. Amer. Journ. Bot., 49, 2. — Huber B., E. Kinder, E. Obermüller u. H. Ziegenspeck. (1956). Spaltöffnungs Dünnstschnitte im Elektronenmikroskop. Protoplasma, 46, 1—4. — Ketellapper H. J. (1963). Stomatal physiology. Ann. review of Plant Physiol., 14. — Setterfield G. (1957). Fine structure of guard cell walls in *Avena* coleoptile. Canad. Bot., 35, 5. — Williams W. T. (1954). A new theory of the mechanism of stomatal movement. Journ. Exper. Bot., 5, 15.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 XI 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9 (075) : 482 : 019.941

А. Г. Воронов. Геоботаника. Изд. «Высшая школа», М., 1963, 373 стр., 125 иллюстраций.

Книга А. Г. Воронова — пособие для студентов географических и биологических факультетов. В основу ее положен курс лекций, читанный географам. Это наложило отпечаток на ход мыслей автора и построение книги.

Автор начинает с определения фитоценоза и установления его связи с биоценозом и биогеоценозом. Из других учебников геоботаники такой развернутый раздел имеется только у П. Д. Ярошенко, но в конце книги, так что изложение ведется вне биогеоценотического фона. Далее А. Г. Воронов, естественно, переходит к анализу взаимоотношений фитоценоза и среды. Разделы о взаимоотношениях растений в ценозе и о строении фитоценоза как их следствии даны после. У других авторов взаимоотношения между растениями разбираются до анализа взаимоотношений фитоценоза и среды. В изложении Воронова есть своя логика. Рассматривая фитоценоз как одну из составляющих географической оболочки, естественно прежде разобрать свойства, определяющие его взаимодействия с другими компонентами среды, а затем уже его внутренние признаки. Однако другой порядок изложения кажется более доходчивым: трудно представить ландшафтные связи объекта, пока неизвестны полностью его собственные признаки.

Однако в целом проникающий все изложение географизм следует приветствовать. Он придает учебнику индивидуальность; мы получили особый вариант возможного построения материала, не повторяющий, а дополняющий другие. С этим связаны и другие положительные стороны учебника: очень полный раздел о влиянии животного мира на фитоценозы, прекрасное освещение динамики фитоценозов. Правильно, что автор не делит экологические факторы на прямые и косвенные, а подчеркивает, что каждый фактор может выступать в той или другой роли. Представляется правильным также, что Воронов признает наличие в ценозах как межвидовой, так и внутривидовой борьбы, подчеркивая их постоянное сочетание, указывая, однако, и их специфику. В известной связи с этой трактовкой стоит и положение, что не все доминанты являются эдификаторами; эта точка зрения в последнее время все более распространяется.

К несомненным достоинствам книги относится также объективность изложения. Так, в разделе о классификации автор приводит различные системы, но ни одной не отвергает полностью, указывая их преимущества и недостатки. Так же объективен разбор геоботанических школ, в том числе зарубежных; четко проанализированы как положительные их стороны, так и отрицательные.

В общем основные разделы изложены очень полно и равномерно. Соотношение материала найдено удачно, и в этом плане учебник выгодно отличается как от учебников А. П. Шенникова и М. В. Маркова, где слишком перегружены разделы о среде и ее взаимоотношениях с растительностью, так и от учебника Б. А. Быкова, в котором, наоборот, разбор морфологии фитоценозов очень детален в ущерб экологии, и от учебника П. Д. Ярошенко, который можно упрекнуть в гипертрофии раздела о классификации.

Все это, конечно, не значит, что учебник свободен от недостатков. На них тем более приходится остановиться, что всякий учебник обычно имеет перспективы последующего переиздания.

Первое требование к каждому учебнику — четкое, последовательное изложение и ясное определение содержания понятий. Автору можно предъявить некоторые упреки в первом отношении, и местами довольно серьезные — во втором.

Не везде четко дано расчленение материала. Так, вызывает возражения разделение форм воздействия человека на 3 типа: 1) завоз новых растений, 2) сокращение ареалов и уничтожение растений, 3) непосредственное воздействие — распашка, вырубка и т. д. Вырубка и распашка являются в то же время уничтожением растений и часто сокращением их ареалов, и сам автор приводит такие примеры. Далее, поскольку автор оговаривает, что он включает в культурные ценозы также и леса, непонятно, почему раздел о посадке лесов отделен от раздела «Культурные фитоценозы». В качестве равнозначных разделов даны: «Непосредственное воздействие человека на растительность», «Вытаптывание» и «Вырубка» хотя вторые явно подчинены первому. Раздел об улучшении растительности человеком дан наряду с самостоятельными разделами об осушении и орошении, что приводит к смешению двух принципов разделения — по результату (ухудшение или улучшение) и по форме воздействия. Ничего не сказано о подсеве и подсадке растений в естественные фитоценозы. Вопрос о роли животных в жизни фитоценозов местами подменяется другим — о роли растений в жизни животных.

Глава о взаимоотношениях между растениями включает две части: межвидовые отношения растений и борьба за существование. Самое противопоставление нелогично; притом фактически первая часть посвящена прямым взаимовлияниям, а вторая — косвенным, но как межвидовым, так и внутривидовым, и не только борьбе, но и взаимному благоприятствованию. Раздел «Производительность фитоценозов» на самом деле содержит методы оценки количественных соотношений видов, а производительность их разобрана в разделе «Продуктивность и запас». Раздел о пробных площадях в этой главе вообще не к месту, так как эти вопросы относятся к общей методике.

Наконец, лучше было бы особо выделить вопросы о закономерностях размещения видов и ценозов в пространстве. В учебнике рассредоточены по разным местам как сведения о размещении видов (встречаемость, средние расстояния между особями и т. п.), так и данные о комплексности, зональности, поясности. Последние даны почему-то в разделе о классификации фитоценозов.

Далее в учебнике не должно быть противоречий в трактовке основных понятий. Автор может изложить разные точки зрения, но сам должен придерживаться одной, особенно если он назвал ее самой правильной. Нельзя также, приняв за основу одну из концепций, излагать ее, пользуясь терминами, заимствованными у сторонников другой; это запутает студентов.

В учебнике остается неясным соотношение самых основных понятий — фитоценоза и ассоциации. На стр. 25 сказано, что слова «фитоценоз», «сообщество» можно применять и к таксономическим единицам, и к конкретным участкам любого ранга; так, сообщество — это и участок ельника-кисличника с лесными мхами, и ельник-кисличник, и ельник вообще, и лес вообще. Однако на стр. 33 уже рекомендуется представление о фитоценозах только как конкретных индивидуумах. Вместе с тем ассоциация на стр. 29 и далее определяется как типологическая единица, соответствующая фитоценозу (тип фитоценоза). Но если фитоценоз — понятие скользящего объема, то и тип фитоценоза тоже; следовательно, ассоциация — это и все леса, и все ельники-кисличники и т. д. Однако на стр. 199 ассоциация характеризуется как первая таксономическая единица классификации, значит, имеющая определенный объем.

Неясно и соотношение понятий фитоценоза и биогеоценоза. Получается впечатление, что биогеоценоз — это фитоценоз, снабженный характеристикой местообитания. Как пример фитоценоза приводится елово-пихтово-липовый лес в верхней части склона коренного берега реки, а в качестве биогеоценозов такие, как ельник-брусничник с покровом из зеленых мхов на глинистом выравненном водоразделе. Здесь уже одно сходство формулировок мешает понять, в чем же разница. В качестве примера хотя и малых по размерам, но отдельных биогеоценозов приводятся выбросы из нор; однако на стр. 197 растительность этих же выбросов фигурирует как пример микроценоза, т. е. только части фитоценоза, что опять-таки затемняет соотношение масштабов явлений. Не совсем ясно и соотношение понятий микроценоза и синузии.

Непонятно, относит ли автор к фитоценозам посевы и пионерные группировки или нет. С одной стороны, на стр. 22 сказано, что в состав фитоценоза в процессе отбора входят лишь такие растения, которые взаимосвязаны друг с другом или зависят друг от друга; это, казалось бы, заставляет исключить отсюда культурные покровы и тем более неустановившиеся группировки; ведь сам автор пишет, что в культурах состав и взаимоотношения растений определяются только деятельностью человека (стр. 83, 85), и что фитоценозы, образующиеся на оголенных территориях, отличаются вначале случайным составом растений и почти полным отсутствием взаимовлияний (стр. 273). Однако Воронов считает исключение культурной растительности из числа фитоценозов неверным и называет пионерные стадии фитоценозами, хотя это полностью противоречит положению, что в состав ценоза входят в процессе отбора лишь взаимозависимые друг от друга растения.

Не совсем понятными остаются и некоторые закономерности пространственного размещения растительности. Автор указывает на стр. 32, что сходные биогеоценозы, развивающиеся в связи друг с другом, образуют урочище. Как пример приведен глубокий овраг с пологими и крутыми участками склонов, поросшими то лесной, то травяной растительностью. Что же здесь сходного? В определении комплекса (стр. 306) нет указания на многократную повторяемость участков одних и тех же ассоциаций.

Далее неясна трактовка понятия ярус и его соотношения с пологом. На стр. 202 сказано, что ярус — это конституционная часть ценоза, а потому в ярусности учитываются лишь растения, достигшие полных размеров, молодые же следует относить к пологу. Но уже на следующей странице предлагается определять обилие и покрытие молодых особей, как и старых, по ярусам (а не по пологам). Тут же говорится, что на лугах ярусность меняется в связи с разновременным развитием видов; между тем конституционная ярусность меняться не может, меняется по сезонам лишь расположение пологов.

Все эти положения безусловно требуют более четких формулировок.

Можно отметить еще некоторые мелкие детали, требующие дополнений или уточнений. Так, если прогрессивными, как пишет автор, являются смены, связанные с увеличением массы и усложнением строения ценоза, то нельзя утверждать, что человек

всегда заинтересован в направлении смен по пути прогресса в фитоценотическом смысле этого слова; он может стремиться к замене многовидового луга простым одновидовым посевом или леса сенокосом.

Трудно согласиться с автором, когда он в качестве обычной трактовки синузий излагает точку зрения Гамса; в СССР распространена трактовка В. Н. Сукачева, согласно которой синузии — структурные части ценоза, обособленные в пространстве и времени (это определение автор тоже цитирует, но о времени почему-то не упоминает). Вызывает сомнение рассмотрение экологической сопряженности видов как результата межвидовой борьбы; она часто выражает только сходство их требований, проявляясь и в крайне разреженных ценозах. Сомнительно указание, что в хвойных лесах до трети деревьев срастаются корнями, после чего устанавливается взаимный обмен веществ. При обилии терминов в геоботанике вряд ли стоить вводить новые, как например «антропургический» вместо «антропогенный». В разделе об изучении флористического состава ценоза следовало бы дать расчленение списка видов не только на флоро-географические группы, но и на систематические, морфо-биологические, экологические и др. Приводя шкалы перевода степеней покрытия в баллы, автор почему-то не упоминает о том, что можно и прямо выражать покрытие в процентах, без всякого перевода в другие единицы. Трудно согласиться с тем, что естественная классификация растительности может быть только одна. Признаки сообществ столь многообразны, что можно выбрать среди них разные и построить ряд естественных классификаций: другое дело, что лишь одну из них, наиболее удачную, надо стремиться сделать единой и общепринятой. В главе «Фитоценология и народное хозяйство» стоило бы сказать о роли фитоценологии в освоении целины, в торфяной промышленности, а в заключение привести данные о значении фитоценологических исследований в планировании организации территории в целом, размещении отраслей народного хозяйства и т. п.

В заключение можно еще добавить, что критика некоторых положений и точек зрения различных авторов дана без соответственных доказательств; студент не поймет, почему именно эти положения неудачны. Это относится к критике унионов в трактовке Липмаа, к упрекам в адрес А. А. Шахова, Н. Ф. Комарова, и некоторых других.

Итак, какова же оценка учебника А. Г. Воронова в целом?

Перед нами безусловно оригинальная книга, имеющая свои индивидуальные особенности в сравнении с другими учебниками геоботаники и отличающаяся больше всего тем, что фитоценозы и ассоциации рассматриваются в ней прежде всего как элементы географической оболочки, на фоне ландшафтных категорий и в тесной связи с другими элементами ландшафта. Особенно много внимания автор уделяет биоценозу, рассматривая фитоценоз и зооценоз в их единстве. Несомненно, такая книга окажется полезной и при теперешнем обилии геоботанических руководств. Основные положения геоботаники изложены достаточно полно и всесторонне. Однако автору можно поставить в упрек недостаточную четкость построения некоторых разделов (местами она ограничивается рубрикацией и легко устранима, но в ряде случаев касается и расположения материала), а также недостаточную ясность, а порою и противоречивость в трактовке и определении таких основных понятий, как фитоценоз, ассоциация, синузия, микроценоз, ярус; это относится и к некоторым общим положениям (например, к вопросу, являются ли фитоценозами культурные группировки и первые стадии зарастания со случайными сочетаниями видов). При переиздании учебника желательно устранить эти недочеты и в особенности внести полную ясность в трактовку основных понятий.

А. А. Ниценко.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 29 IX 1965).

УДК 168.58 (62) : 482 : 019.941

Б. Е. Балковский. Цифровой политомический ключ для определения растений. Изд. АН УССР «Наукова думка». Киев, 1964, 36 стр. Тираж 5000 экз. Цена 9 коп.

Рецензируемая брошюра написана на основе статей автора, опубликованных в Ботаническом журнале (1960—1964). и его дальнейших исследований.

В вводной части автор, отмечая большое значение определителей, пишет об их неудовлетворительном качестве, трудностях их составления и отсутствии для этого соответствующей методики.

Далее излагаются основные положения методики составления цифрового политомического ключа, дается логическая характеристика диагностических признаков; описываются способы их преобразования и кодирования, определение растений по цифровому политомическому ключу, составление линейных и узколокальных ключей. В приложении в качестве примеров приводятся 8 таблиц для определения.

Как пишет автор, для разработки этой методики ему пришлось ознакомиться со многими определительными таблицами. На основе изучения различных приемов определения растений выдвигаются 11 условий, которым должен отвечать рационально составленный ключ. Цифровой политомический ключ, по мнению автора, полностью отвечает этим условиям.

Благодаря упорядоченности и сравнимости признаков последние легко переводятся на язык цифр. Определение может осуществляться в любой последовательности и без накопления ошибок. Для определения одного и того же таксона предоставляется возможность использовать несколько вариантов. Так, например, род *Lycopus* может определяться одним первым признаком, совместно четвертым и пятым или четвертым и шестым. Это позволяет исключать при определении признаки, в которых определяющий не уверен или которые нельзя наблюдать из-за неполноты материала по определяемому объекту.

Работа написана довольно популярно. Таблицы с примерами определения составлены точно и обнаруживают большую наблюдательность автора. Изложение последовательное, доводы автора убедительны и подкреплены примерами.

К недостаткам брошюры следует отнести чрезмерную краткость изложения. Остались неосвещенными некоторые существенные преимущества цифровой политомии. Ничего не сказано, например, о методическом значении составления политомического ключа, который «заставляет» морфолога или систематика давать вполне сравнимые диагнозы таксонов, добавлять в них признаки, пропуск которых легко обнаруживается, когда по ним делается ключ. Обойден молчанием вопрос о возможности составления по кодовым группам определителей с перфокартами, хотя в практике виноградарства ими уже с успехом пользуются для различения сортов, вредителей и болезней винограда (работы П. Х. Кискина).

Мало примеров для определения растений: только по родам губоцветных и видам гераней. Нет ни более трудных семейств, ни ключа для определения семейств какой-либо флоры. Такие таблицы нужно было бы дать, несмотря на то что это привело бы к увеличению объема брошюры.

Осталась неясным, каким Б. Е. Балковский представляет себе политомический определитель в целом: как будут составляться диагнозы, какие сведения о растениях следует давать, как и что следует иллюстрировать и т. д.

Автор ограничился лишь цитированием критики принципа дихотомии другими ботаниками, но сам ее не разбирает и не показывает наглядно, на примерах, ее несовершенство. В ключах нередко применяется неточная или неверная терминология («щитковидная метелка», «цветки расположены кольцами [ложными мутовками]», «клювик», количество вместо числа и т. д.). Во избежание путаницы, в таблицах с кодовыми группами лучше было бы надписывать номера рядов. Следовало бы привести и список литературы.

Указанные недостатки все же не дают основания сомневаться в актуальности, оригинальности и содержательности работы. С таким, хотя и кратким, но широким освещением проблемы определения растений мы впервые встречаемся в ботанической литературе.

Чтобы проверить на практике методику составления цифрового политомического ключа, на кафедре высших растений Московского университета под нашим руководством были составлены таблицы для определения сорных гераней (Г. И. Бабенко) и родов сорных бурачниковых СССР по плодам (С. А. Смирновой). Опыт оказался вполне удачным, и работы будут опубликованы.

Составление первоначального политомического ключа, как мы могли убедиться, — значительно более трудная задача, чем создание дихотомического. Однако если бы он был составлен, скажем, для европейской части СССР, на его основе можно было бы легко и быстро создавать ключи для отдельных областей, районов, окрестностей городов, заповедников и т. д. Для этого по списку растений, зарегистрированных на данной территории, достаточно вырезать соответствующие кодовые группы таксонов и склеить их в порядке возрастания цифр. Простота пользования таким ключом и уверенность определяющего в результате своей работы безусловно заинтересуют и производственника, и педагога, и ученика.

Нам кажутся неоправданными опасения, высказываемые нередко противниками политомических ключей, о том, что применение цифр якобы делает процесс определения механическим, и при этом пропадает исследование морфологии. Напротив, перед кодированием должны быть тщательно изучены все важные для определения признаки данного растения и каждый из них сравнен с рядом других, приведенных для родственных таксонов. Кроме того, перед определением могут так же составляться учебные диагнозы видов, как и теперь на практических занятиях студентов по определению растений по дихотомическим ключам.

В заключение хочется пожелать автору переиздать рецензируемую брошюру в сильно расширенном виде и поскорее создать политомический определитель, которым можно было бы пользоваться широкому кругу заинтересованных лиц.

Н. Н. Каден.

Московский государственный университет.

(Получено 30 VII 1965).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (474.5—20)

МАРИЯ ПИЕВНА НАТКЕВИЧАЙТЕ-ИВАНАУСКЕНЕ

(К 60-летию со дня рождения)

14 июля 1965 г. исполнилось 60 лет со дня рождения Марии Пиевны Наткевичайте-Иванаускене, доцента кафедры ботаники Вильнюсского университета. Ее труды по растительности лугов Литвы, а также по флоре республики хорошо известны.

Родилась М. П. в 1905 г. в местечке Вейверяй Капсукского района. В 1922 г. окончила Марцампольскую реальную гимназию. Там же в учительской семинарии работал учителем ее отец, Пиюс Наткевичюс (1883—1942), прогрессивный просветитель народа, активный деятель профсоюза литовских учителей и редактор педагогического журнала. Деятельность отца определила развитие социалистического миросозерцания у дочери, которая с юных лет примкнула к борьбе трудящихся за лучшее будущее, за просвещение народа. С 1923 по 1928 г. М. П. училась на естественно-математическом факультете Литовского университета в Каунасе, который окончила по специальности биологии. Затем до 1930 г. была учительницей в народных школах. В 1930—1940 гг. работала под руководством проф. К. Регеля на кафедре ботаники Каунасского университета в качестве младшего (1930—1932 гг.) и старшего лаборанта (1932—1935 гг.), затем младшего (1935—1940 гг.) и старшего ассистента (1940 г.). Занималась она в основном систематикой растений; между прочим она проверяла старый гербарий Ю. Пабрежы (делая необходимые уточнения), полученный кафедрой на хранение из Кретингского монастыря (см. статью И. К. Дагиса о Ю. Пабреже в Бот. журнале, т. 49, № 2, 1964), М. П. принимала участие в съездах Геоботанического общества прибалтийских стран (Verband fenno-baltischer Pflanzengeographen) в Латвии (1931 г.), Эстонии (1935 г.) и Финляндии (1938 г.).

В 1935 г. М. П. была командирована в Рижский университет к проф. А. Замелису для изучения генетического метода в систематике растений. С 1936 по 1940 г. она осуществляла в Ботаническом саду Каунасского университета опыты по межвидовой и межродовой гибридизации родов *Verbascum* и *Celsia* для выяснения их систематического сродства. Скрещивания проводились с 17 видами *Verbascum*, 2 видами *Celsia* и садовым гибридом *V. doiranense* ♀× *V. baldaccii* ♂. Выращено и описано 134 гибрида, среди которых 11 получено от скрещивания 3 видов, 9 были межродовыми гибридами и 1 F_6 гибрид. Обнаружив плодовитые межвидовые гибриды в роде *Verbascum* М. П. разделяет их на отдельные категории, уделяя особое внимание фертильным гибридам между морфологически очень отдаленными видами. Это приводит ее к выводу о возможном происхождении некоторых видов *Verbascum* путем межвидовой гибридизации с удвоением числа хромосом. Получены и описаны некоторые тератологические явления. У большинства гибридов проявился положительный гетерозис, но в некоторых случаях получены и карликовые растения. На основе этих опытов М. П. написала диссертацию «Генетически-систематические исследования родов *Verbascum* и *Celsia*», которая была напечатана в «Трудах естественно-математического факультета Вильнюсского университета» (т. I, вып. 2, 1942). В 1942 г. она защитила диссертацию на Ученом совете университета, который присвоил ей степень доктора философии по естествознанию (Dr phil. nat.).

С 1 IX 1940 М. П. перешла на работу в Вильнюсский университет на кафедру систематики высших растений, где была старшим ассистентом, потом старшим преподавателем и доцентом. В 1949—1952 гг. заведовала кафедрой. После соединения кафедр высших и низших растений в одну общую кафедру ботаники (1952 г.) М. П. работает на ней доцентом. Она преподает систематику высших растений, геоботанику для студентов биологического отделения и географию растений с основами ботаники для студентов географического отделения. В 1945 г. преподавала ботанику также в Вильнюсском педагогическом институте.

С 1945 по 1950 г. М. П. по совместительству работала старшим научным сотрудником в Институте биологии АН Литовской ССР. Здесь она занималась исследованием адвентивных растений и в 1948 г. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Адвентивная флора Литовской ССР». Своими трудами она положила основу для создания гербария нынешнего Института ботаники АН Литовской ССР. М. П. является организатором этого гербария.

С 1950 г. М. П. включилась в коллективную работу по геоботаническому исследованию заливных лугов низовьев р. Немана, в которой приняли участие 3 института АН Литовской ССР: Институт земледелия и почвоведения, Институт биологии и Институт мелиорации. Институт биологии изучал флору и растительность и выполнял геоботаническое картирование лугов Немана. Работу проводили М. Наткевичайте-Иванаускене, К. Брундза, Е. Шимкунайте и А. Багдонайте. В результате этих исследований была издана в 1955 г. монография «Заливные луга низовья реки Немунас» (на литовском языке с русским резюме), в которой Марии Пиевне принадлежат 2 статьи. Затем М. П. перешла к геоботаническому исследованию лугов других рек Литвы: Невежиса, Меркиса и Минтувы. К этой работе она привлекла многих студентов Вильнюсского университета.

С 1959 г. Институт биологии АН Литовской ССР начал издавать «Флору Литовской ССР» в 6 томах. В этой коллективной работе большая часть труда также выпала на долю М. П. Она является одним из авторов и редактором всех 3 до сих пор вышедших из печати томов «Флоры». Перу М. П. принадлежит во II томе характеристика отдела покрытосемянных и класса однодольных с дальнейшим его подразделением и описание семейства злаков. Всего на территории Литвы установлено 122 вида злаков. М. П. дала критический анализ литературных данных о многих родах данного семейства. Например, для рода *Agrostis* L. она выявила в Литве 6 видов, между тем как П. Снаркис в своем «Определителе растений Литовской ССР» (1954 г.) приводит только 4 вида. Не указанными ранее видами являются *Agrostis syreistschikovii* Smirn. (литовские ботаники прежде не отличали его от *A. canina* L. и *A. sudavica* Natk. — новый для науки вид, близкий к *A. canina* L. и *A. nobilis* De Not.

М. П. выяснила также состав рода *Calamagrostis* Adans. в Литве, сведя его к 6 видам, между тем как Снаркис (1954 г.) приводит 8 видов. Дискуссионными являются виды *C. lithuanica* Bess. и *C. vilnensis* Bess. На основе исследования автотипов этих двух видов, находящихся в гербарии Вильнюсского университета, М. П. пришла к выводу, что *C. lithuanica* является синонимом *C. langsdorfii* (Link) Trin., а *C. vilnensis* представляет собой гибридогенную форму *C. canescens*× *C. langsdorfii*. М. П. занимается также геоботаническими исследованиями лугов и лесов, что видно из ее обзорной статьи «Растительность Литвы» в коллективной работе «Физическая география Литовской ССР» (1958 г.) и из дискуссии с лесоводом Б. Лабанаускасом в журнале «Наши леса» (1959 г., на литовском языке).

М. П. участвует также в популяризации биологической науки через общество «Знание» и Литовское отделение ВБО, членом которого она состоит с 1950 г.; в настоящее время она руководит секцией флоры и геоботаники Литовского ботанического общества. Из популярных трудов М. П. известны ее брошюры «Происхождение культурных растений» (1950 г.) и «Развитие растительного мира» (1957 г.), в которых она защищает эволюционное учение и выступает против его фальсификаторов.

Пожелаем Марии Пиевне долгих лет жизни, здоровья, дальнейших успехов в научных исследованиях и общественной работе.

Список опубликованных работ М. П. Наткевичайте-Иванаускене

1929

Kraujo grupės ir jų suskirstymas Lietuvos gyventojų tarpe (Группы крови и их распределение у жителей Литвы). Kosmos, 10 : 273—289.

1930

Cladium mariscus liekanos Lietuvoje (Остатки *Cladium mariscus* в Литве). Kosmos, 11 : 345.

Mokiniai ir gamtos apsauga (Ученики и охрана природы). Mokykla ir gyvenimas, 5 : 232—237.

1931

Kukmedis (*Taxus baccata* L.) [Тисс (*Taxus baccata* L.)]. Популярный отдел журнала Kosmos — «Gamtos draugas», 12 : 3—4.

Trečiasis Pabaltės kraštų augalų geografų suvažiavimas Rygoje (Третий съезд фитогеографов прибалтийских стран в Риге). Kosmos, 12 : 360—362.

1932

Apie kultūrinių augalų atsiradimą (О происхождении культурных растений). Kultūra, 5 : 312—315.

1933

Adolf Engler (1844—1930). Kosmos, 14 : 151—154.

1935

Gebenė lipikė (*Hedera helix* L.) [Плющ обыкновенный (*Hedera helix*)]. Mūsų girios, 2 : 73—75.

1936

Augalų chimeros (Химеры растений). Gamta, 1 : 38—42.
Karl Reinhold Kupffer (1872—1935). Gamta, 1 : 261—262.

1937

Genetika ir evoliucija (Генетика и эволюция). Kultūra, 6—7 : 390—394.
Hugo de Vries (1848—1935). Gamta, 2 : 36—39.
Ko Linné neišdrįso rašyti viešai ir kodėl? (Чего Линней не осмелился писать и почему?). Gamta, 2 : 35.

1938

Genetika ir kultūrinių augalų kilmė (Генетика и происхождение культурных растений). Gamta, 3 : 73—81.

1939

Genas ir Genetika (Ген и генетика). Lietuviškoji Enciklopedija, 8 : 1243—1244, 1257—1259.
On the interspecific hybridization in *Verbascum* and *Celsia* (preliminary report). Vytauto Didžiojo Universiteto Matematikos-Gamtos Fakulteto Darbai, 13, 2 : 163—182.

1940

Carl Schroeter (1855—1939). Gamta, 5 : 210—211.
Jonas Emanuelis Gilibert, Lietuvos botanikos tėvas (Жилибер, отец ботаники в Литве). Gamta, 5 : 1—7.

1942

Genetiškai-sistematiški *Verbascum* ir *Celsia* genčių tyrinėjimai (Genetisch-systematische Untersuchungen an *Verbascum* und *Celsia*-Gattungen). Vilniaus Universiteto Matematikos-Gamtos Fakulteto Darbai, 1, 2 : 237—344.

1950

Kultūrinių augalų kilmė (Происхождение культурных растений). Vilnius : 1—24.

1951

Lietuvos TSR adventyvinė flora (Адвентивная флора Литовской ССР). Тр. Инст. биолог. АН Литовской ССР, 1 : 77—124.

1954

Daugų ežero vakarų kranto ir Banduragio įlankos aukštesniosios augalijos fitocenologiniai tyrimai (Фитоценологические исследования высшей растительности западного берега озера Даугай и залива Бандурагис). Уч. тр. Вильнюсск. гос. унив., сер. естеств.-матем. наук, 2 : 141—156.

1955

Nemuno zemupio lanku flora (Флора заливных лугов низовья реки Немунас). В сб.: Nemuno žemupio užliejamos pievos, Vilnius : 53—93.
Nemuno žemupio lankų pagrindinių formacijų geobotaninė apybraiža (Геоботанический очерк основных формаций заливных лугов низовья реки Немунас). В сб. : Nemuno žemupio užliejamos pievos. Vilnius : 99—190.

1957

Augalų pasaulio plėtotė (Развитие растительного мира). Vilnius : 1—91.
Nevėžio žemupio lankų augalija (Растительность заливных лугов реки Невежис). Уч. зап. Вильнюсск. гос. унив., сер. биолог., географ. и геолог. наук, 4 : 18—79.

1958

Kaip atsirado augalai (Как произошли растения). Mokslas ir gyvenimas, 4 : 5—8.
Lietuvos augalija (Растительность Литвы). В тр.: Lietuvos TSR fizine geografija (Физическая география Литовской ССР), 1 : 382—416.

1959

Aleksandras Humboldtas ir fitogeografija (Александр Гумбольдт и фитогеография). В сб.: Aleksandras Humboldtas, 1769—1859.Vilnius : 81—90
Atsakymas B. Labanauskui dėl «Lietuvos miškų» (Ответ Б. Лабанаускасу насчет «Литовских лесов»). Mūsų girios, 8 : 51—53.
Č. Darvino gyvenimas (Жизнь Ч. Дарвина). Mokslas ir gyvenimas, 12 : 6—7.
Fitogeografiniai Lietuvos lankų savitumai (Ботанико-географические особенности заливных лугов Литвы). Уч. зап. Вильнюсск. гос. унив. им. В. Капсукаса, сер. биолог., географ. и геолог. наук, 6 : 55—61.

1960

Č. Darvinas ir jo darbai (Ч. Дарвин и его труды). В сб. : Darvinizmas gyvuoja ir vystosi (Дарвинизм живет и развивается). Vilnius : 17—29.

1961

Merkio salpos pievos (Пойменные луга реки Меркис). Научн. тр. высш. учебн. завед. Литовской ССР, Биология, 1 : 225—254.

1962

Некоторые особенности пойменных лугов реки Меркис. Бот. журн., 47 : 118—121.
Stambus žingsnis į priekį Lietuvos miškų pažinimo kelyje (Крупный шаг вперед по пути познания лесов Литвы). Mūsų girios, 12 : 38—40.

1963

Lietuvos TSR floros varpinių analizė (Анализ злаков флоры Литовской ССР). Научн. тр. высш. учебн. завед. Литовской ССР, Биология, 3 : 109—129.
Pratarmė, Gaubtasėkliai, Vienaskilčiai, Žvynažiedžiai ir Varpiniai — *Gramineae* (Предисловие, Покрытосемянные, Однодольные, Пленчатоцветные и Злаки — *Gramineae*). Lietuvos TSR flora (Флора Литовской ССР), 2 : 1—18, 114—299.

1964

Kriaušlapinis pušynas Lietuvoje (Грушанковый сосняк в Литве). Mūsų gamta, 1 : 30—31.

1965

(Совместно с Б. Бернатонене и Ю. Страздайте). Mituvos užliejamos pievos (Заливные луга реки Митува). Научн. тр. высш. учеб. завед. Литовской ССР, Биология, 5 : 106—137.
(Совместно с Л. Шидлой). Tegu sugrįžta ąžuolai (Пусть дубы возвращаются). Mūsų gamta, 1 : 20—21.

П. К. Дагис.

Вильнюсский государственный университет им. В. Капсукаса.

(Получено 2 VII 1965).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

УДК 633.2/.3 (492) : 631.8 : 001.5

Т. А. Работнов

О ЛУГАХ ГОЛЛАНДИИ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ВЛИЯНИИ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ЛУГОВУЮ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

В конце июня 1965 г. мне довелось посетить Голландию, для участия в работе конференции (в г. Вагенингене) по вопросам применения азотных удобрений на лугах. Там я ознакомился также с лугами нескольких ферм, расположенных в центральных, северо-западных и западных провинциях этой страны. Ознакомление с лугами Голландии представляет большой интерес, поскольку воздействие человека на почвы и луговую растительность здесь особенно интенсивно. Во всех странах происходит и, очевидно, будет происходить в нарастающих темпах интенсификация использования лугов, в том числе увеличение применения азотных удобрений. В связи с этим используя данные о лугах Голландии и материалы конференции в г. Вагенингене, целесообразно рассмотреть некоторые общие вопросы, имеющие значение для луговедения и луговодства.

Для Голландии характерно преобладание постоянных лугов и интенсивное их использование с применением высоких доз азотных удобрений. Из общей площади 1 300 000 га свыше одного миллиона гектаров лугов имеют возраст свыше 10 лет. В настоящее время в среднем по стране вносится на луга в виде минеральных удобрений по 150 кг/га N, а на некоторых фермах по 300 и более кг/га N. Кроме того, на луга поступает значительное количество органических удобрений (навоза, навозной жижи), так как на многих фермах пашни нет (или ее очень мало) и луга являются единственным или основным видом сельскохозяйственных угодий.

Обильное внесение минеральных азотных и органических удобрений предопределяет необходимость более частого и более раннего использования травы. Лугов, используемых исключительно как сенокосы, в Голландии почти нет (они сохранились лишь там, где нельзя пасти скот); большей частью наблюдается смешанное использование лугов (выпас, получение сена и силоса) или же они служат пастбищем. Таким образом, луга в Голландии находятся под воздействием обильного минерального азотного и органического удобрения и интенсивного использования.

В литературе неоднократно отмечалось, что пастбищное использование на лугах приводит к созданию более однообразных и более бедных в флористическом отношении растительных группировок. При сочетании интенсивного, в основном пастбищного, использования с внесением больших количеств минеральных азотных и органических удобрений, а также с регулированием водного режима процесс нивеллировки различий в почвенных условиях выражен еще более резко; различия в исходном плодородии почв стираются. В меньшей мере нивеллируются различия в водном режиме. Не устраняются воздействия климатических факторов, в частности резких их отклонений (суровые зимы, летние засухи), вызывающих существенные изменения в соотношении компонентов луговых сообществ.

Состав луговой растительности в таких условиях определяется главным образом: а) интенсивностью мер ухода, в первую очередь количеством вносимых удобрений; б) различиями в форме и интенсивности использования; в) периодическими нарушениями растительности в суровые зимы и, что реже, в результате летних засух; г) водным режимом.

В прошлом на лугах в Голландии преобладали широко распространенные в Западной Европе и в западных районах СССР виды: полевица обыкновенная, душистый колосок, овсяница красная, гребенник, белоус, щучка дернистая, молиния, бухарник шерстистый. В настоящее время в результате регулирования водного режима, систематического внесения удобрений и интенсивного использования, а иногда применения определенных мер борьбы (например, со щучкой) эти виды на многих лугах исчезли или остались в относительно небольших количествах. На интенсивно используемых и обильно удобренных лугах сформировались бедные в флористическом отношении (обычно 12—15 видов) травостои с преобладанием райграса многолетнего *Lolium perenne* L. Райграс благоприятно реагирует на выпас (в особенности на загонный) и внесение высоких доз азотных минеральных и органических удобрений (в большей степени на навозную жижу и жидкий навоз, чем на обычный навоз). При обильном удобрении, отрегулированном водном режиме и интенсивном использовании райграс может преобладать на различных почвах (песчаные, торфянистые, суглинистые и глинистые морские и речные аллювии), составляя до 50—60%, а иногда даже до 80—90% урожая.

Благоприятно реагирует на азот также мятлик обыкновенный, широко распространенный на лугах Голландии, в особенности при достаточном обеспечении влагой; он нередко занимает второе место по участию в урожае (до 15—20%). Голландия, по-видимому, — единственная страна, где этот вид в настоящее время рекомендуют вводить в травосмеси для постоянных пастбищ на почвах нормального и повышенного увлажнения. Голландские луговоды относят мятлик обыкновенный к злакам высшего кормового достоинства (балл 9 по 10-балльной шкале) и ценят его как «наполнитель», быстро заполняющий промежутки между кустами райграса. Судя по наблюдениям в нашей стране, высокой кормовой ценностью мятлик обыкновенный обладает лишь в густых травостоях и при раннем использовании.

На хорошо удобренных лугах также, нередко в значительных количествах (до 10—12% по весу), встречаются тимофеевка, овсяница луговая, мятлик луговой (на сухих лугах он нередко — преобладающий вид). Обычно в небольших количествах встречаются полевица побегообразующая, пырей ползучий, мятлик однолетний (в нарушенных травостоях он разрастается и дает до 10% урожая). Виды злаков, характерные для бедных почв (полевица обыкновенная, душистый колосок, гребенник, бухарник), отсутствуют или их участие в травостоях незначительно. Бухарник (главным образом на песчаных и торфянистых почвах), так же как лисохвост луговой и пырей ползучий, может преобладать в травостоях и при внесении значительных доз азотных удобрений, если луг в основном используется как сенокос, а не как пастбище. Из злаков, кроме того, на временно повышенно влажных лугах нередко, но обычно в небольшом количестве, встречаются лисохвост коленчатый и манник плавающий. Участие бобовых (только белый клевер) и разнотравья — небольшое (обычно не более 5—10%). Из разнотравья наиболее распространены; одуванчик (обычно 2—3%, реже до 10%), щавели туполистный и курчавый, тысячелистник, лютик ползучий, кульбаба осенняя, маргаритка. Нередко встречаются подорожник большой, мокрица, пастушья сумка. Хотя по содержанию сырого протеина и по крахмальному эквиваленту одуванчик на интенсивно удобренных азотом лугах уступает райграсу и другим злакам, его участие в травостоях в небольших количествах признается желательным; он хорошо поедается скотом, разнообразит кормовой рацион и придает ему бо́льшую полноценность, поскольку содержит больше натрия, кальция, магния и меди, чем злаки.

В Голландии, несмотря на мягкий морской климат, на лугах периодически происходят значительные флуктуационные изменения в связи с массовым отмиранием некоторых растений в результате вымерзания и летних засух. Наибольшее значение имеет резкое снижение температуры зимой, периодически повторяющееся; его действие проявляется более резко в западных провинциях, где снеговой покров неустойчив. Особенно велики повреждения на почвах, насыщенных влагой, где, очевидно, совместно действуют низкие температуры, выпирание, обрыв корней; а также в годы когда вслед за суровой зимой следуют засушливые весна и лето. Бо́льшие повреждения происходят на лугах, используемых исключительно на выпас. Вероятно, это связано с тем, что при исключительно пастбищном использовании однообразие состава травостоев и преобладание райграса многолетнего проявляются особенно резко. Возможно также, что при исключительно пастбищном использовании райграс к зиме хуже обеспечен запасными углеводами, чем при смешанном использовании. Отдельные виды растений различно реагируют на действие низких температур. По наблюдениям Де Фриса и Харта (Vries a. Hart, 1941 г.), наиболее чувствительны к холоду райграсы многолетний и многоцветковый, бухарник шерстистый, душистый колосок и гребенник; наиболее устойчивы тимофеевка луговая, пырей ползучий, мятлик луговой, овсяница красная, полевицы побегообразующая и обыкновенная, лисохвост луговой и коленчатый. Промежуточное положение занимают клевер белый, ежа сборная, мятлик обыкновенный, овсяница луговая, овсец золотеющий.

Пустые места, образующиеся после отмирания райграса и других растений, чаще всего заполняются полевицей побегообразующей, клевером белым, тимофеевкой луговой, одуванчиком, лютиком ползучим, а местами однолетниками — костром мягким и лисохвостом коленчатым, т. е. в большинстве случаев типичными эксплерентами, растениями вегетативно подвижными или быстро развивающимися, легко размножающимися семенами. Мятлик обыкновенный, обладающий средней чувствительностью к низким зимним температурам, в зависимости от величины снижения температуры и изменения конкурентных отношений то уменьшает свое участие в травостоях, то разрастается, занимая места, освободившиеся после отмирания более чувствительного к низким температурам райграса многолетнего. Мятлик обыкновенный на тяжелых, глинистых почвах очень чувствителен к засухам, он резко снижает в такие годы свое участие в урожае, но быстро восстанавливается как только обеспечение влагой улучшается. На засуху, в особенности на лугах с песчаными почвами, расположенных на возвышенных местах, резко отрицательно реагирует мятлик луговой. На таких лугах в засушливые годы вместо мятлика разрастается белый клевер.

Таким образом, даже в Голландии, флуктуации луговой растительности достаточно сильно выражены. Интересно, что состав группы эксплерентов в основном тот же, что на лугах европейской части СССР.

Очередное значительное нарушение луговой растительности в Голландии произошло зимой 1962/63 г., в июне 1965 г. при посещении ферм можно было наблюдать то более, то менее выраженные следы этого нарушения, в частности широкое и местами значительное распространение на лугах одуванчика.

Большой интерес представляет вопрос, как поддерживается устойчивость видов в травостоях на постоянных, существующих иногда сотни лет, пастбищах, в частности, возможно ли семенное размножение растений на интенсивно используемых и удобряемых пастбищах. При ознакомлении с травостоем в натуре и при просмотре описаний растительности, выполненных голландскими ботаниками, можно было легко убедиться, что травостои образованы в значительной части или в основном видами, размножающимися исключительно или преимущественно семенами (райграс многолетний, овсяница луговая, тимофеевка луговая, одуванчик и др.). Однако райграс многолетний — кустовое растение с многочисленными интравагинальными побегами, не обладающее специальными органами вегетативного размножения, по наблюдениям голландских ботаников, на пастбищах размножается вегетативным путем. Это происходит в результате укоренения в узлах прижатых к почве генеративных побегов, а также укоренения укороченных побегов, отторгнутых копытами животных от материнских растений. Выпас скота способствует этим формам вегетативного размножения. Несомненно, что им благоприятствует также широко практикующееся в Голландии внесение навоза на луга (мульчирование). Вероятно, и другие кустовые злаки (тимофеевка, овсяница луговая, ежа сборная) на пастбищах, так же как и райграс многолетний, способны размножаться вегетативным путем. Голландские ботаники считают, что райграс длительно сохраняется в травостоях благодаря своему долголетию и способности размножаться вегетативно. Впредь до проведения специальных исследований трудно сказать, какое значение имеет вегетативное размножение неспециализированными органами для увеличения численности растений и в особенности для повышения продуктивного долголетия особей (клонов). Нет достаточной ясности в вопросе о значении семенного размножения на постоянных пастбищах. Голландские ботаники, не придающие большого значения семенному размножению пастбищных растений, все же признают, что некоторые растения, например одуванчик, на пастбищах размножаются исключительно семенами. К числу таких растений следует также отнести одно-двулетние растения (мятлик однолетний, лисохвост коленчатый, костер мягкий и др.), иногда встречающиеся здесь в значительных количествах. Очевидно, что даже при интенсивном уходе и использовании на пастбищах существуют условия, обеспечивающие размножение растений семенами. Даже на пастбищах с густыми травостоями (10—20 000 побегов на 1 м²) всегда имеются места, где ослаблено воздействие взрослых растений (политые мочой, выбитые копытами и пр.). Кроме того, при частом (5—6-кратном) использовании пастбищ угнетение всходов взрослыми растениями в результате затенения сильно снижается. Наибольшее значение для размножения семенами, по-видимому, имеет периодическое разреживание травостоев в связи с вымерзанием райграса и ряда других растений. Именно в эти годы происходит, очевидно, массовое появление и приживание всходов. Неясно лишь, за счет каких ресурсов семян возникают всходы, в частности всходы райграса. В Голландии нет данных о содержании всхожих семян в почвах лугов; по материалам из других стран семена райграса многолетнего неспособны долго сохранять всхожесть при погребении в почве. При частом использовании райграс вряд ли может обсеменяться. Возможно, однако, что в некоторые годы обсеменение райграса происходит. Кроме того, большое значение, вероятно, имеет подсев семян в разреженные травостои (в 1961 г. в Голландии подсев проведен на площади 12 000 га).

Клевер белый положительно реагирует на внесение органических удобрений, но отрицательно относится к азотным минеральным удобрениям. Его участие в травостоях на пастбищах, обильно удобряемых азотом, ничтожно. Лишь после массового отмирания мятлика лугового на сухих лугах в годы засух или после вымерзания райграса его участие в травостоях на короткий срок резко возрастает. В связи с прогрессирующим увеличением доз азотных удобрений, вносимых на луга, его значение в Голландии снижается. Тем не менее голландские ученые считают, что даже при очень высоких дозах азота участие клевера белого в травостоях в небольшом количестве (5—10%) желательно, так как это обеспечивает бо́льшую полноценность корма; кроме того, белый клевер является хорошим заполнителем пустых мест после вымерзания райграса. Голландские селекционеры работают над выведением сортов белого клевера, устойчивых к затенению и к внесению больших доз азота, обладающих высокой конкурентной способностью при совместном произрастании с райграсом многолетним.

Работами Эйнника (Ennik) и его сотрудников (Институт биологических и химических исследований сельскохозяйственных растений, Вагенинген) установлено, что слабый рост и пониженная конкурентная способность белого клевера на пастбищах могут быть обусловлены поражением его корневой системы комплексом почвенных организмов: нематодами, насекомыми (*Collembola*) и паразитными грибами (*Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Cylindrocarpon*, *Pythium*).

Эйнник и его сотрудники изучали влияние дизенфекции почвы препаратом ДД (отход нефтяной промышленности, содержащий хлоруглеводороды, главным образом 1,3-дихлорпропен, 1,2-дихлорпропан, 2,3-дихлорпропен и 1,2-дихлорэтан) на рост белого клевера и райграса многолетнего. Клевер на почве, обработанной ДД, имел хорошо развитую корневую систему с многочисленными тонкими боковыми корешками, в то время как в контроле большая часть боковых корешков отмерла и была поражена грибами. В вегетационном опыте под влиянием обработки ДД урожай белого клевера в чистом посеве увеличился вдвое (с 33.4 до 66.0 г на сосуд), а при совместном посеве с райграсом многолетним — почти в 2.5 раза (с 22.5 до 51.0 г на сосуд); в то же время урожай райграса в чистом посеве возрос незначительно (с 37.7 до 42.4 г), а в смеси с клевером остался без изменения (13.0—12.4 г). ДД, подавляя нематод, насекомых и паразитные грибы, которые поражают белый клевер и почти не оказывают влияния на райграс, резко изменяет конкурентные отношения между этими растениями в пользу клевера. Эти данные очень интересны, они лишний раз подчеркивают, что распределение видов в природе и их количественные соотношения в ценозах определяются не только экологическими условиями, но и воздействием различных компонентов биогеоценозов; не только экологические условия, но и другие компоненты биогеоценозов, в частности почвенные животные и грибы, могут иметь большое значение в определении конкурентных отношений между отдельными видами луговых растений.

Во взаимоотношениях между видами луговых растений несомненно большое значение имеет конкуренция за азот. В большинстве случаев, при прочих равных условиях, злаки более конкурентноспособны, чем виды разнотравья, так как они более экономно используют азот для создания надземных органов. Обычно разнотравье содержит примерно в 1.5 раза больше азота, чем злаки. Эти соотношения изменяются при внесении больших доз азотных удобрений, когда злаки по содержанию азота могут превосходить разнотравье.

Однако, судя по данным опыта Минсона и других (приведенным в докладе Реймонда и Спеддинга), среди видов злаков имеются значительные различия в использовании азота для создания урожая. В этом опыте в урожае отдельных видов злаков было примерно одинаковое количество азота (75—84 кг/га N) при дозе удобрения 100 кг/га N, но по урожаю они значительно отличались. Ежа сборная имела урожай 3400 кг/га; овсяница луговая — 3900 кг/га; овсяница тростниковая — 3900 кг/га; тимофеевка — 4400 кг/га; райграс многолетний, сорт 'S-22' — 5000 кг/га и сорт 'H-1' — 5600 кг/га. Соответсвенно изменялось содержание азота в сухом веществе — 2.3, 2.1, 2.0, 1.9, 1.5 и 1.4%. Райграс многолетний, более экономно используя азот, мог образовать значительно бо́льшую массу надземных органов, нежели ежа, а это имеет немаловажное значение в определении его конкурентной способности.

В жизни луговых ценозов, вероятно, большое значение имеет установленное Волдендорпом (доклад Волдендорпа, Дилца и Коленбрандера) благоприятное влияние живых корней злаков на процесс денитрификации. В ризосфере злаков в связи с энергичным поглощением корнями и микроорганизмами кислорода создаются благоприятные условия для денитрификаторов. Поэтому даже в хорошо аэрируемых почвах до 15—20% нитратов, проходящих через ризосферу, может быть денитрифицировано. Влияние луговых растений на денитрификацию, вероятно, изменяется от вида к виду, а также в зависимости от возраста особей и условий произрастания. Можно предполагать, что виды, способные использовать как источник азота преимущественно аммиак, в меньшей степени способствуют денитрификации, нежели виды, использующие в основном нитраты. Такие различия имеют значение в определении конкурентных отношений между видами.

В докладе Фойгтлендера (ФРГ) было высказано положение, что в настоящее время невозможно, даже используя геоботанические и почвенные данные, предугадать эффективность азотных удобрений на лугах отдельных типов. По его мнению, эффективность азотных удобрений зависит главным образом от участия в травостое видов, отзывчивых на внесение азота; чем больше содержание этих видов, тем выше эффективность азотных удобрений и тем надежнее результаты их применения. Однако, как было показано в докладе Т. А. Работнова, отзывчивость на азот отдельных видов луговых растений существенно изменяется от одного типа луга к другому (и от года к году) в зависимости от различий в условиях произрастания и в конкурентных взаимоотношениях между компонентами. Поэтому состав группы видов, наиболее отзывчивых к внесению азота, и значимость отдельных видов в увеличении урожая изменяются в зависимости от типа луга.

Применение высоких доз азотных удобрений наиболее целесообразно на пастбищах или лугах со смешанным использованием (выпас, сено, силос). На сенокосах при обычном двукосном использовании, как показано в докладе Брюннера (ФРГ) и неоднократно отмечалось в литературе, внесение азотных удобрений приводит к неблагоприятным изменениям в составе травостоев (увеличение количества верховых злаков за счет резкого снижения бобовых и частично разнотравья, среди которого имеются виды значительной кормовой ценности); это сопровождается снижением качества корма (в частности, уменьшением содержания протеина и кальция). Чтобы избежать ухудшения качества корма Брюннер рекомендует многократное использование, что не всегда возможно и целесообразно в силу организационно-хозяйственных условий и может привести к выпадению некоторых ценных видов (в частности, райграса высокого).

Ухудшение качества сена при внесении азотных удобрений может быть связано не только и даже не столько с изменением состава травостоя, а с более быстрым ростом травы (более быстрым «поспеванием») и, следовательно, с более быстрым огрубением травостоев на лугах, удобренных азотом, что нередко сочетается с полеганием и подопреванием травы. По нашим наблюдениям в пойме р. Оки, отдельные виды злаков обладают различной устойчивостью к полеганию: костер безостый обычно не полегает, овсяница луговая полегает сильно, ежа сборная занимает промежуточное

положение. Таким образом, своевременное скашивание первого укоса и подбор видов, устойчивых к полеганию при внесении азота, должны входить в систему приемов по предотвращению ухудшения качества корма при внесении азотных удобрений на сенокосы. Большое значение также может иметь введение в травостои некоторых видов разнотравья, обладающих достаточно высокой кормовой ценностью и не реагирующих отрицательно на внесение азотных удобрений. К числу таких видов относятся некоторые зонтичные, в частности борщевик сибирский, дягиль лекарственный, порезник промежуточный. Первые два вида непригодны для приготовления сена, но дают хороший силос. Порезник годится как на сено, так и на силос. Все три вида легко размножаются на лугах семенами; введение их в небольшом количестве в травостои позволит улучшить качество корма при регулярном внесении азотных удобрений и снизит опасность полегания травостоев. Учитывая упрощение флористического состава луговых травостоев под влиянием регулярного внесения азотных удобрений, что ведет к получению более однообразного корма, следует признать актуальным изучение возможности улучшения качества корма на сенокосах, удобряемых азотом, путем введения в травостой видов ценного в кормовом отношении разнотравья.

Во время экскурсии по Голландии нам довелось ознакомиться с использованием тростника при освоении земель, отвоеванных у моря (на месте бывшего морского залива Зёйдер-Зе), под сельскохозяйственные культуры. После сооружения дамб, откачки воды и прокладки судоходных и магистральных осушительных каналов проводится подсев семян тростника (1—2 кг/га) с самолета. Тростник быстро образует высокие густые травостои и обогащает почву органическим веществом. Кроме того, он препятствует разрастанию малопродуктивных сорняков, в первую очередь, мать-и-мачехи. Тростник ежегодно скашивается и оставляется на месте, а иногда выжигается. Спустя 2—10 лет, когда почва становится пригодной для возделывания сельскохозяйственных растений, производится окончательная осушка, вспашка и площадь используется для возделывания вначале однолетних растений (рапс, ячмень, пшеница и др.), а затем и многолетних трав.

Институт кормов,
п/о Луговая Московской области.

(Получено 25 X 1965).

ХРОНИКА

УДК 006.3 : 581.9 (47)

ВТОРОЕ ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГЕОБОТАНИКЕ

За последние годы идея экспериментального изучения растительного покрова получает все большее и большее распространение среди советских и зарубежных геоботаников. Значительную роль в укреплении этого направления в СССР сыграло Второе совещание по экспериментальной геоботанике.[1]

Совещание проходило в Ленинграде в период с 10 по 13 мая 1965 г. Оно было созвано Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», Всесоюзным ботаническим обществом и Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Большую роль в подготовке совещания сыграл акад. В. Н. Сукачев, возглавивший Оргкомитет Второго совещания по экспериментальной геоботанике.

В совещании приняло участие 256 человек, представляющих 74 ботанических учреждения СССР.

Основная цель совещания — обсуждение современного состояния, задач и методов экспериментального изучения главнейших типов растительного покрова СССР. В программе совещания были предусмотрены обзорные доклады, освещающие итоги и перспективы экспериментального изучения основных типов природной и культурной растительности СССР. Каждый обзорный доклад сопровождался серией оригинальных сообщений, иллюстрирующих современные достижения в области экспериментального изучения главнейших типов растительного покрова СССР.

Второе Совещание было открыто **Б. А. Тихомировым**, который во вступительном слове значительное внимание уделил общим вопросам экспериментального изучения растительных сообществ. За последнее время, сказал Тихомиров, наблюдается опасная и неверная тенденция относить геоботанику, да вообще и всю ботанику, к циклу описательных наук. Такой подход не содействует развитию и укреплению науки о растительном покрове. Эти соображения становятся особенно вескими, когда мы примем во внимание грандиозные задачи, стоящие сейчас в области рационального использования и воспроизводства ценных растительных ресурсов нашей страны. Да и современная геоботаника не является описательной наукой. Она широко использует для решения своих задач математический анализ, эксперимент, методы физиологии, биохимии и биофизики растений. Фундаментом развития геоботаники служит учение о биогеоценотическом покрове земли, концентрирующее внимание на изучении сложных процессов обмена веществ и энергии между растительностью и другими компонентами биогеоценотических систем.

Геоботаника сейчас весьма интенсивно разрабатывает и осваивает принципиально новые подходы и идеи в изучении растительного покрова, что с особой остротой ставит вопрос об объективизации и совершенствовании методов ее исследований.

Однако, как отметил Тихомиров, за последнее время наблюдается утрата научных контактов и ослабление согласованных усилий в области экспериментального изучения растительного покрова. Имеется явное отставание в освоении отечественной геоботаникой современных достижений и методов смежных с нею дисциплин, прежде всего физиологии, биохимии и генетики растений. Явно вяло протекает разработка принципов и технических приемов экспериментирования с такими сложными биоценотическими системами, как фитоценоз и биогеоценоз. Главная задача настоящего совещания — преодолеть эти сложности и трудности и разработать единую согласованную программу исследований в области экспериментальной геоботаники.

Тихомиров напомнил, что Первое совещание по экспериментальной геоботанике прошло весьма успешно; оно выявило круг лиц и научных коллективов, работающих в этой области, наметило темы и проблемы, подлежащие экспериментальной разработке. Чрезвычайно важно сохранить преемственность между этими совещаниями и обсудить очередные задачи, на решение которых следует сосредоточить наши усилия в ближайшее время.

[1] Первое совещание, посвященное экспериментальной геоботанике, было созвано в феврале 1962 г. Казанским университетом и Казанским отделением Всесоюзного ботанического общества.

Работа совещания сосредоточилась на обсуждении ряда основных вопросов экспериментальной геоботаники.

Первое заседание было посвящено «Экспериментальному изучению экологических и биологических свойств компонентов растительных сообществ».

С основным докладом по проблеме выступил **О. В. Заленский** (БИН), Ленинград, который убедительно показал необходимость учитывать генотипическую структуру популяций при экспериментальных работах с искусственными и природными растительными сообществами. Его доклад привлек общее внимание. В оживленной дискуссии большинство выступавших подчеркивало огромное значение для развития экспериментальной геоботаники достижений современной генетики и внутривидовой систематики растений.

В. М. Свешникова (БИН) доложила результаты многолетних исследований жизненных форм растений или экобиоморф степной зоны. Докладчик весьма наглядно продемонстрировал, что причинное объяснение фитоценотической роли растений в сообществе возможно только при углубленном изучении структурных и физиологических особенностей организмов, при группировке последних в типы адаптационных систем или экобиоморф.

Ю. Л. Цельникер (Лаборатория лесоведения АН СССР, Московская обл.) были рассмотрены проблемы эколого-физиологического изучения как лесных растений, так и образуемых ими фитоценозов как целостных систем. Большое внимание она уделила факторам, регулирующим ход физиологических процессов в лесных сообществах.

А. П. Стешенко и **П. С. Иконников** (БИН и Памирская биологическая станция) в интересном и содержательном сообщении показали пути перестройки биологии растений при различных изменениях условий их произрастания.

В целом заседание, посвященное изучению экологии и биологии компонентов растительных сообществ, вызвало живейший интерес и дискуссию среди участников совещания. В ходе дискуссии была отмечена исключительная важность эколого-физиологического и биоморфологического изучения компонентов растительных сообществ для разработки теории фитоценологии. Большинство участников этой дискуссии подчеркивало, что подобного рода исследования должны быть всесторонними и комплексными, чтобы полнее отразить сложный и многогранный характер реакций растений как на фитосреду ценоза, так и на общие физико-географические условия формирования растительного сообщества.

Второе заседание было посвящено проблеме «Экспериментальное изучение агрофитоценозов». С обзорным докладом по проблеме выступил **М. В. Марков** (Казанский университет), который весьма подробно изложил основные направления и подходы к экспериментальному изучению искусственных растительных сообществ. Значительное внимание в докладе было уделено вопросам экспериментального изучения взаимоотношений между растениями и проблемам повышения урожайности культурных фитоценозов.

В последующих сообщениях многие положения доклада Маркова были конкретизированы и подкреплены фактическими данными. Так, **Т. Н. Добрецова** (Казанский университет) показала связь между густотой стояния и структурой урожая посевов кукурузы. В сообщении **М. В. Маркова и А. С. Казанцевой** (Казанский университет) приводились экспериментальные данные об интенсивности и характере взаимодействий между кукурузой и кормовыми бобами в смешанных посевах. Н. Е. Воробьев (Казанский университет) ознакомил собравшихся с итогами экспериментальной разработки проблемы взаимоотношений между культурными и сорными растениями в агрофитоценозах, причем для решения этого вопроса автор широко использовал гербициды. Наконец, С. А. Маркова (Казанский университет) проанализировала экспериментальные данные о причинах изреживания чистых посевов многолетних трав.

В нескольких выступлениях по докладам (Т. А. Работнов, А. В. Калинина и др.) отмечалась исключительная важность экспериментальной разработки проблем культурфитоценологии непосредственно в природной остановке, а не путем экспериментирования в лабораторных условиях и в питомниках. Объектами экспериментальных исследований должны служить сообщества культурных растений, имеющие особо важное народнохозяйственное значение. Сообщества эти должны изучаться во всем многообразии природных условий и рассматриваться как целостные биогеоценотические системы. Особое внимание должно быть уделено углубленному изучению биологических и физиологических механизмов, контролирующих и определяющих свойства культурных растительных сообществ (урожайность, устойчивость к неблагоприятным факторам физико-географической среды и т. д.).

На следующем заседании были заслушаны сообщения по проблеме «Экспериментальное изучение искусственных лесных сообществ». С обзорным докладом выступил **А. Л. Бельгард** (Днепропетровский университет). Значительную часть своего выступления он посвятил общим теоретическим вопросам степного лесоведения. В другой части доклада содержался анализ современного состояния и основных направлений стационарного и экспериментального изучения искусственных лесов степной зоны. Этот анализ ясно продемонстрировал, что в области комплексного сравнительного изучения искусственных лесов степной зоны мы имеем значительные успехи. Однако экспериментальная разработка проблем экологии и фитоценологии искусственных лесных сообществ в степи продвигается весьма медленно. До сих пор не проводится четкой грани между сравнительными стационарными и экспериментальными методами изучения природы лесов степной зоны, которые, хотя и неразрывно связаны друг с другом, но все же представляют различные ступени общего познавательного процесса.

Весьма обширный доклад **Ю. П. Бяловича** (Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Харьков) был посвящен теоретическим аспектам фитомелиорации и ее связям с фитоценологией. Докладчик считает, что при решении большинства вопросов фитомелиорации фитоценоз должен рассматриваться в системе биогеоценоза. Далее он рассмотрел и обосновал систему научных понятий и величин, используемых при экспериментальном изучении фитоценозов в фитомелиоративных целях. Доклад **П. С. Двораковского** и **Ю. К. Дундина** (Московский университет) имел более конкретный характер. Он касался результатов экспериментального изучения кустарников как структурных элементов лесных сообществ степной зоны.

Следующее заседание было посвящено «Экспериментальному изучению естественных лесных фитоценозов». Основной докладчик по этой проблеме **В. Г. Карпов** (БИН) коснулся некоторых принципиальных вопросов и значения эксперимента в развитии теоретических концепций лесоведения. Далее он дал представление о современных достижениях в экспериментальном изучении лесов СССР, определил основные задачи и перспективы развития экспериментального лесоведения. Докладчик подчеркнул, что особенно много сделали в области экспериментального изучения лесных фитоценозов бывший Институт леса АН СССР и Лаборатория лесоведения АН СССР, которые в свое время создали обширную сеть лесных опытных станций и стационаров в различных ботанико-географических зонах нашей страны. На этих стационарах были достигнуты крупные успехи в экспериментальном изучении природных свойств лесных фитоценозов, факторов и механизмов, регулирующих эти свойства.

Н. В. Дылис (БИН) ознакомил присутствующих с первыми итогами экспериментального изучения природы хвойно-широколиственных лесов. Он подчеркнул высокую результативность экспериментального метода при изучении лесных фитоценозов, указав при этом на ряд принципиальных сложностей и трудностей постановки эксперимента в лесу и интерпретации полученных данных.

Значительный интерес вызвал доклад **А. А. Молчанова** (Лаборатория лесоведения АН СССР) об итогах многолетних стационарных и экспериментальных исследований широколиственного леса лесостепной зоны. Он убедительно показал, что при изучении сложных биогеоценотических систем необходим комплексный метод, позволяющий выяснить и наиболее полно охарактеризовать сложные связи и взаимодействия между структурными частями лесного биогеоценоза.

Группа докладов была посвящена «Экспериментальному изучению природных травянистых фитоценозов». В обзорном докладе по этой проблеме **Т. А. Работнов** (Всесоюзный институт кормов, Московская область) весьма подробно осветил достижения геоботаников в области экспериментального изучения флористического состава и количественных соотношений между компонентами травянистых сообществ, продуктивности и динамики травянистых сообществ; он остановился также на методах и результатах экспериментов по выяснению зависимостей между средой и составом растительных сообществ. Особый интерес представляли соображения и предложения Работнова о методах учета реакций фитоценоза на ту или иную форму вмешательства в жизнь луговых сообществ.

С развернутым сообщением о результатах десятилетнего экспериментального изучения реакции лугового сообщества на различные формы воздействий выступили сотрудники БИНа **В. Н. Макаревич, П. В. Игнатенко, А. О. Джалилова, В. П. Кириллова** и **И. С. Скалон.** Они убедительно показали, что на любые внешние воздействия луговой ценоз реагирует чрезвычайно сложной перестройкой системы взаимных отношений как между его компонентами, так и между компонентами фитоценоза и средой. Это сообщение вызвало значительный интерес участников совещания.

Много новых экспериментальных данных и наблюдений по экологии и фитоценологии кустарниково-полынных сообществ содержал доклад **Н. Т. Нечаевой** (Институт пустынь Туркменской ССР, г. Ашхабад).

Значительный интерес вызвали доклады, посвященные современным методам исследований в экспериментальной геоботанике. Основная часть докладов была посвящена принципам, методам и результатам применения радиоизотопов при изучении разного типа модельных и природных биогеоценозов. С развернутым сообщением по этому вопросу выступил **В. Н. Тимофеев-Ресовский** (Институт медицинской радиологии Академии медицинских наук СССР). Он рассмотрел общие теоретические основы экспериментальной радиационной биогеоценологии, принципы и технические приемы использования радиоизотопов для изучения миграций химических элементов в биогеоценотических системах. В развитие его выступления **А. Н. Тюрюканов** и **Ю. Д. Абатуров** (Институт медицинской радиологии АМН СССР) ознакомили присутствующих с результатами изучения миграций и распределения изотопов в наземных биогеоценозах. Доклад **Е. А. Тимофеевой-Ресовской** и **В. И. Иванова** (Институт медицинской радиологии АМН СССР) весьма наглядно продемонстрировал возможности и методы использования радиоизотопов при изучении обмена веществ в биогеоценозах пресных водоемов. Эти доклады содержали много интересных фактов и теоретических обобщений в отношении использования радиоизотопов в практике биогеоценотических исследований и вызвали оживленную дискуссию.

Г. Б. Гортинский (БИН) обратил внимание на ряд современных методов агрохимии и физиологии растений, открывающих большие перспективы в изучении режимов экотопа, физиологически действующих на растительные сообщества. Он отметил явное отставание отечественной геоботаники в освоении принципиально новых идей и методов изучения среды и физиологических реакций растений.

В программе совещания имелись доклады, посвященные и вопросам «Экспериментального изучения аллелопатии у растений». С обзорным докладом по этой проблеме выступил **А. М. Гродзинский** (Институт ботаники АН УССР, г. Киев). Он ознакомил присутствующих с современными достижениями в области экспериментального изучения экологической роли и механизма аллелопатических эффектов. **В. П. Иванов** (Институт физиологии растений АН СССР, Москва) посвятил свой доклад результатам изучения обмена веществ между растениями с помощью C_{14}.

Всего на совещании было заслушано 24 доклада, составленных крупными специалистами-геоботаниками. Большой интерес вызвали «немые доклады», представленные 53 участниками совещания. В этих докладах с помощью таблиц, графиков с кратким пояснительным текстом, демонстрировались результаты исследований в самых разнообразных областях экспериментальной геоботаники.

Обзорные и оригинальные доклады вызвали оживленный обмен мнениями и научные дискуссии по основным проблемам современной геоботаники. При обсуждении докладов выступило 70 человек. В результате было принято развернутое постановление, отражающее современное состояние и задачи экспериментального изучения растительного покрова СССР.

Второе совещание по экспериментальной геоботанике убедительно продемонстрировало высокую результативность экспериментального метода в геоботанике, способствовало установлению научных контактов и обмену опытом между специалистами в этой области.

Очередное совещание по экспериментальной геоботанике намечено созвать в 1967 г. в Москве.

Материалы совещания будут опубликованы в очередном томе «Проблем ботаники».

В. Г. Карпов и *В. Н. Макаревич.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 XI 1965).

ПОСТАНОВЛЕНИЕ ВТОРОГО СОВЕЩАНИЯ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГЕОБОТАНИКЕ

Второе совещание по экспериментальной геоботанике, обсудив ряд докладов, отмечает, что за время, прошедшее после Первого совещания (февраль, 1962 г., Казань), наметились определенные успехи в развитии экспериментального изучения растительности нашей страны. Так, заметно увеличилось число научно-исследовательских организаций и научных коллективов, ведущих стационарное и экспериментальное изучение растительного покрова, повысилось количество публикаций по вопросам и итогам экспериментальных исследований. Для некоторых типов растительного покрова получены экспериментальные данные о природе факторов, организующих растительные сообщества и сохраняющих относительное постоянство их видового состава, строения и свойств. В свете добытых экспериментальных данных сейчас по-новому представляются многие важные положения по экологии и фитоценологии растительного покрова СССР. Идея комплексного стационарного и экспериментального изучения растительного покрова на биогеоценотической основе получает все более и более широкое распространение среди советских геоботаников.

Однако совещание отмечает, что в целом как объем, так и современный уровень стационарных и экспериментальных исследований растительного покрова не вполне соответствуют современным задачам геоботаники в области развития теории и разработки научных основ рационального использования, охраны и воспроизводства ценных растительных богатств нашей страны. Сплошь и рядом экспериментальные исследования ведутся по мелким и частным вопросам, а не направлены на решение фундаментальных проблем науки о растительном покрове, разработка которых наиболее благоприятно отразилась бы на развитии теории фитоценологии и решении крупных народнохозяйственных задач (продуктивность растительных сообществ, природа факторов, организующих фитоценозы, механизмы смен растительных сообществ и т. д.).

В планах подавляющего большинства научно-исследовательских институтов и высших учебных заведений в перспективе не предусматривается развертывание работ по экспериментальному изучению растительного покрова.

Обращает на себя внимание крайняя разобщенность исследователей и научных коллективов, работающих в области экспериментального изучения растительного покрова. До сих пор нет общих программ и методических руководств по вопросам экспериментальной геоботаники, а координация этих исследований со стороны головных ботанических учреждений и научных советов осуществляется все еще слабо. Имеются существенные недостатки и в постановке экспериментальных работ, снижающих их научную значимость и сужающих теоретическую и практическую сферы приложения полученных данных. К числу таких недостатков относится сравнительно невысокий уровень экспериментирования сложными биологическими системами, неиспользование огромных потенциальных возможностей современных достижений и методов физиологии и биохимии растений, химии и физики, а также математических аппаратов для анализа сложных функциональных связей между компонентами фитоценоза, между ними и экотопом. Серьезные затруднения намечаются по линии комплексирования со специалистами других профилей (систематиками, физиологами растений, агрохимиками и почвоведами, климатологами, зоологами и др.) при углубленном стационарном и экспериментальном изучении растительного покрова. Кроме того, развитие экспериментального изучения растительного покрова тормозится низкой оснащенностью научных коллективов и институтов современными приборами и аппаратурой, недостатком квалифицированных кадров геоботаников, владеющих современными методами стационарного и экспериментального изучения растительного покрова, слабым и не постоянным финансированием работ.

Второе совещание по экспериментальной геоботанике считает, что экспериментальное изучение растительного покрова в ближайшей перспективе сыграет решающую роль в разработке теоретических проблем геоботаники и новых принципов рационального использования и воспроизводства природной и культурной растительности нашей страны. Но необходимым условием для этого является широкое развертывание стационарного и экспериментального изучения природных и культурных типов растительного покрова в основных ботанико-географических зонах нашей страны. Разумеется, исследования эти должны правильно и умело сочетаться с иными приемами познания закономерностей растительного покрова, в том числе с региональным маршрутным изучением растительности, сравнительным анализом структур сообществ, разработкой проблемы классификации и т. д.

Однако, учитывая высокую результативность экспериментального метода в решении теоретических и практических задач геоботаники и очень малый объем этих исследований в настоящее время, Второе совещание по экспериментальной геоботанике призывает всех ботаников, а также исследователей смежных дисциплин, сосредоточить сейчас все усилия на развитии экспериментального направления в фитоценологии. Одновременно с этим совещание постановляет.

I. Считать необходимым в области экспериментального изучения растительности главное внимание уделить следующим основным направлениям: 1) экспериментальному изучению экологии и биологии растений как компонентов растительных сообществ; 2) экспериментальному изучению агрофитоценозов; 3) экспериментальному изучению естественных лесных фитоценозов различных ботанико-географических зон; 4) экспериментальному изучению искусственных лесных сообществ; 5) экспериментальному изучению природных травянистых и кустарничковых сообществ Арктики, лесной и степной зон и аридных областей СССР; 6) разработке принципов и методов экспериментирования с растительными сообществами.

При развитии этих направлений основные усилия должны быть сосредоточены на разработке следующих фундаментальных проблем современной фитоценологии: а) изучение причин развития сообществ определенного видового состава и строения. Оно имеет в основном цель выяснение природы условий и факторов, определяющих известную стабильность видового состава и строения растительных сообществ и регулирующих их свойства и качества. Исследования по этой проблеме включают в себя экспериментальный анализ функциональных связей и зависимостей между растительными компонентами фитоценоза (характер и механизмы взаимоотношений между растениями), между ними и другими компонентами биогеоценоза (климат, эдафотоп, животный мир, микроорганизмы); б) изучение продуктивности растительных сообществ как основы для построения общей теории управления процессами синтеза органических веществ, обмена веществ и энергии в культурных и природных биогеоценотических системах. Основное внимание должно быть обращено на изучение факторов, ограничивающих продуктивность растительных сообществ (свет, влага, минеральное питание, аэрация и т. д.); в) изучение причин и внутреннего механизма динамики фитоценозов и смен растительных сообществ различного типа; г) экспериментальное изучение культурных и природных фитоценозов в целях выявления роли фитоценотических систем в естественном отборе популяций и микроэволюции составляющих ценоз видов.

II. В связи с большой теоретической и практической важностью изучения агрофитоценозов (сельскохозяйственных культур, искусственных лугов и пастбищ) считать необходимым особенно усилить экспериментальные агрофитоценологические исследования как имеющие сейчас особо важное народнохозяйственное значение.

III. Просить Научный совет по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира СССР»: 1) усилить координацию исследований в области экспериментального изучения растительного покрова нашей страны и создать для этой цели в Научном совете особые группы, содействующие организации исследований по основным направлениям и проблемам экспериментального изучения растительных сообществ; 2) особое внимание обратить на улучшение финансирования и техническую оснащенность работ по экспериментальному изучению растительного покрова; 3) принять срочные меры к разработке программ и составлению методических руководств по экспериментальному изучению растительных сообществ применительно к основным типам растительного покрова с учетом различий в физико-географической обстановке различных ботанико-географических зон; 4) обратить особое внимание на издание отечественных и зарубежных обзоров и сводок по вопросам стационарного и экспериментального изучения растительности; 5) подготовить рекомендации по унификации приборов и методов для стационарных и экспериментальных исследований растительности; принять меры к разработке типовых списков научного оборудования для экспериментальных исследований и изданию специальных справочных пособий по методике современных физиологических, био-

химических, биофизических и агрохимических исследований; 6) подготовить рекомендации по конструированию и изготовлению новых приборов для изучения реакций растений и количественных измерений важнейших факторов среды; возбудить ходатайство перед руководящими органами Академии наук СССР о скорейшем изготовлении этих приборов; просить Научный совет по проблеме обратить внимание Президиума АН СССР на необходимость скорейшего устранения организационных неполадок по выпуску существующей научной аппаратуры и планомерного снабжения ими научно-исследовательских организаций, работающих в области экспериментального изучения растительного покрова; 7) обратиться в Министерство высшего и специального технического образования СССР с просьбой о создании при Казанском, Днепропетровском и Московском университетах специальных проблемных лабораторий по экспериментальной геоботанике; 8) возбудить перед Министерством высшего образования вопрос о восстановлении в номенклатуре специальностей биологических факультетов специализации «геоботаника», об увеличении в курсах ботаники педагогических и сельскохозяйственных институтов числа часов для преподавания основ экологии растений и геоботаники; 9) обратиться в Министерство высшего и специального технического образования с просьбой принять меры к повышению уровня подготовки по математике лиц, поступающих в аспирантуру по биологическому профилю; 10) организовать систематическую информацию специалистов и научных коллективов, работающих в области экспериментального изучения растительного покрова, о новых приборах, методах, руководствах, исследовательских коллективах и т. д.; 11) обратить особое внимание на вопросы планирования, контроля и уровень экспериментальных исследований в геоботанике.

IV. Просить Научный совет по проблеме «Биологические основы. . .» обратиться с просьбой в Президиум АН Эстонской ССР обеспечить сооружение при Институте зоологии и ботаники Эстонской академии наук установки для изучения взаимоотношений между растениями в строго контролируемых условиях среды и выделить для этой цели необходимые средства и штаты.

V. Просить ВБО и Научный совет про проблеме «Биологические основы. . .» издать труды Второго совещания по экспериментальной геоботанике.

VI. Совещание считает необходимым шире использовать сеть существующих заповедников для развертывания экспериментальных работ по изучению растительного покрова. Особое внимание следует обратить на закрепление экспериментальных участков в натуре путем постановки длительно действующих реперов.

VII. Следующее совещание по экспериментальной геоботанике созвать в 1967 г. в Москве.

Третье совещание должно быть посвящено обсуждению принципов и методов экспериментального изучения растительных сообществ, вопросам технической оснащенности и приборам, используемым для этой цели.

Созыв Оргкомитета поручить инициативной группе в составе В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса, А. А. Молчанова, Л. П. Рысина, А. А. Уранова, И. С. Дворaковского, Т. А. Работнова.

УДК 006.22

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ. ХРОНИКА ВБО

В Президиуме ВБО

Президиум ВБО на своем сентябрьском заседании принял решение о проведении в 1966 г., совместно с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР двух симпозиумов.

Первый из них будет посвящен вопросам систематики внутривидовых категорий. На втором симпозиуме будут подведены итоги и намечены очередные задачи комплексного (синтетического) изучения жизненных форм растений.

Кроме того, Комиссия по истории флоры и растительности наметила провести при участии кафедры высших растений Ленинградского университета и ботанических учреждений прибалтийских республик специальный симпозиум, посвященный четвертичному периоду северо-запада европейской части СССР.

12 октября 1965 г. Президиум ВБО совместно с председателями и секретарями секций и комиссий Общества рассмотрел планы работ секций и комиссий на зимний период 1965/66 г. Секции и комиссии намечают провести серию интересных заседаний.

Председатель секции культурных растений П. М. Жуковский сообщил, что секция примет участие в подготовке шеститомной «Флоры культурных растений», издаваемой Всесоюзным институтом растениеводства. Намечается также приступить к составлению обзорных статей по итогам изучения культурных растений за годы советской власти в связи с 50-летием Великой Октябрьской социалистической революции. Секция заслушает также доклад о прошедшей с большим успехом в Кишиневе конференции по иммунитету растений.

Палинологическая секция на ряде своих заседаний будет обсуждать статьи, подготавливаемые для сборника, публикуемого в связи с предстоящим международным конгрессом палинологов в Утрехте (Голландия).

Терминологическая комиссия предполагает широко обсудить спорные вопросы ботанической терминологии и представить на утверждение компетентных организаций предложения по унификации и усовершенствованию ботанических терминов. В конце 1966 г. намечено специально обсудить терминологию, применяемую в классификации плодов растений.

Председатель комиссии по стационарным исследованиям В. М. Свешникова сообщила, что заседания комиссии будут посвящены главным образом докладам, освещающим организацию и методику стационарных исследований растительности и работу по экспериментальному изучению фитоценозов. Кроме того, комиссия будет участвовать в подготовке к изданию сборника работ успешно прошедшего в 1965 г. второго совещания по экспериментальной геоботанике.

Секция физиологии и биохимии растений намерена поставить доклады по методам выделения субклеточных структур, газообмену растений пустынь, по связи фотосинтеза и дыхания растений, по физиологическим особенностям интродуцируемых растений и др. Намечено также заслушать обзоры работ по изохрому, о механизме действия физиологически активных веществ и т. д.

В ноябре организовала свое первое заседание вновь созданная секция цитологии и генетики. Это заседание было посвящено итогам прошедших в Чехословакии юбилейных научных торжеств, связанных с памятью Грегора Менделя.

Комиссия по изучению растительности высокогорий предполагает на планируемый период готовить сборник, посвященный успешно прошедшему летом в г. Фрунзе совещанию по высокогорьям, которое было организовано ВБО совместно с Академией наук Киргизской ССР. Решено также начать подготовительную работу к следующему совещанию, намечаемому в г. Душанбе.

Прошедший обмен мнениями показал, что секции и комиссии общества подготовили интересный и значительный материал на предстоящий плановый период. Президиум ВБО рекомендовал секциям и комиссиям обратить особое внимание на целесообразность

совместного обсуждения ряда проблем. Предложено также запланировать подготовку ряда обзоров и критических рефератов для публикации на страницах «Ботанического журнала».

Учтены предложения со стороны секций и комиссий по тематике намеченных на зимний период 1965/66 г. общих собраний ВБО.

А. А. Юнатов.

В отделениях ВБО

Организованное в начале 1965 г. Бурятское отделение ВБО (в г. Улан-Удэ) начало развертывать свою работу. Члены ВБО Т. Д. Камчатова-Воронова и З. В. Фомина выступали по местному телевидению с беседами на ботанические темы: о примечательных растениях в окрестностях Улан-Удэ и о биологических особенностях сорных растений Бурятии и методах борьбы с сорняками.

А. Г. Давыдов сдал в местное отделение общества «Знание» брошюру об улучшении лугов. М. А. Рампилова провела в южных районах республики семинары с луговодами по вопросам повышения производительности лугов, М. А. Рещиков и К. М. Богданова совершили ботаническую экскурсию в Баргузинскую котловину и пополнили гербарий новыми для этого района видами: *Origanum vulgare*, *Neottia camtschatea*, *Daphne mezereum* (до сих пор этот последний вид вообще не был отмечен для Забайкалья), В. А. Святогор, С. А. Теплов, М. С. Юшина и А. Г. Капустин подготовили к печати сборник методических статей в помощь учителю биологии, а республиканская станция юных натуралистов издала подготовленный М. С. Юшиной плакат «Пришкольный опытный участок».

М. А. Рещиков.

---

18 октября 1965 г. Казанским отделением Всесоюзного ботанического общества, Обществом естествоиспытателей при Казанском государственном университете имени В. И. Ульянова-Ленина, Казанским отделением Всесоюзного общества почвоведов и Татарским филиалом Географического общества СССР была проведена научная конференция, посвященная 100-летию со дня рождения выдающегося ботаника, одного из основателей казанской геоботанической школы проф. Андрея Яковлевича Гордягина. На конференции было заслушано 6 докладов.

Проф. М. В. Марков в докладе «А. Я. Гордягин как учитель и ученый» показал обаятельный облик Гордягина, стиль его работы как ученого и учителя, создавшего большую научную школу.

Доц. В. С. Порфирьев остановился на значении работ А. Я. Гордягина в фитоценологии, подчеркнув их исключительно разносторонний характер, во многом предвосхитивший дальнейшее развитие этой науки.

Доц. А. В. Колоскова выступила с докладом «А. Я. Гордягин как почвовед». Она отметила, в частности, что Гордягин, уделял большое внимание почвенным исследованиям, очень хорошо понимал неразрывную связь почвы и растительности и был не только ботаником, но и почвоведом.

Проф. А. П. Петров в докладе «Обратимые изменения размеров листа как один из признаков функционального состояния растений», отметив исследования А. Я. Гордягина в области физиологии растений, рассказал о своих последних работах по обратимым изменениям размеров листа кукурузы, связанных с водным обменом и вызываемых внезапным повышением освещенности.

С докладами также выступили проф. В. И. Баранов («Западно-сибирская лесостепь в описании А. Я. Гордягина») и доц. И. Н. Александров («Географическое значение научных исследований А. Я. Гордягина»).

Конференция приняла решение ходатайствовать об установке мемориальных досок на кафедре ботаники Казанского государственного университета и на здании Казанского сельскохозяйственного института, в организации которого большую роль сыграл Гордягин; о присвоении Волжско-Камскому заповеднику имени проф. А. Я. Гордягина; об издании сборника научных работ, посвященного памяти А. Я. Гордягина.

Л. М. Ятайкин.

На собрании членов Ярославского отделения ВБО был заслушан доклад члена ВБО, доцента кафедры биологии Ярославского медицинского института Л. Д. Ефремовой на тему «Некоторые сведения об активности и качестве ферментов у лютиковых». В докладе освещены данные экспериментов, выясняющих активность и качество каталазы у 18 видов, относящихся к 12 родам сем. Лютиковых.

На этом же собрании было заслушано сообщение Н. М. Беловашиной о растениях, упоминающихся в библии. Автор указала, что в библии упоминаются около 220 видов растений, главным образом культивируемых человеком и встречающихся в пустынях в настоящее время.

Н. М. Беловашина.

О деятельности Карельского отделения ВБО за 1962—1965 гг.

Карельское отделение было создано 12 мая 1962 г. Оно объединило ботаников б. Карельского филиала АН СССР, Петрозаводского университета и Педагогического института. Первым председателем был С. А. Черноморский, секретарем — М. Л. Раменская.

Основными направлениями работы были избраны физиология растений и геоботаника. Регулярно, два-три раза в год, Отделение проводит научные заседания, на которых заслушиваются и обсуждаются доклады членов ВБО о результатах исследований или сообщения о докладах на различных конференциях, проходящих за пределами республики.

В 1962 г. на заседании Отделения был заслушан доклад **Р. К. Саляева** на тему «Физиологические аспекты влияния корней взрослой сосны на молодые сеянцы», а также доклад **В. Д. Лопатина** «Значение геоботаники и экологии в перспективном планировании структуры посевов в Карелии».

В 1963 г. с докладом «Об эколого-фитоценотических группах флоры Карелии» выступила **М. Л. Раменская**, а **З. Ф. Сычева** сделала доклад на тему «Усвоение азота и фосфора растениями яровой пшеницы в зависимости от температуры почвы и разных форм азотного питания». Сообщения о поездке на III съезд ВБО сделали делегаты **Н. В. Лебедева** и **М. И. Виликайнен.**

В связи с выбытием из Карелии нескольких членов ВБО в апреле 1963 г. были проведены перевыборы Совета отделения. Председателем была избрана М. Л. Раменская, секретарем — Н. В. Лебедева. Раменская провела большую работу по вовлечению новых сил в ВБО; в результате в Общество вступили молодые ботаники Петрозаводского университета и лесоводы б. Института леса. В настоящее время Карельское отделение ВБО состоит из 37 человек.

В 1964 г. на заседании Отделения обсуждались интересные доклады **В. А. Зайковой** и **М. В. Чехониной.** Выступавшие по докладу Зайковой на тему «Видовой состав и обилие мхов в луговых фитоценозах в зависимости от экологических условий и внесения удобрений» отмечали новизну и важность подобных исследований. Чехонина в докладе «Формирование лугового травостоя на кустарниковых вырубках» сообщила о результатах 5-летних наблюдений на опытном участке около дер. Кончезеро.

30 ноября 1964 г. избран новый Совет Карельского отделения ВБО в составе В. Д. Лопатина (председатель), А. И. Кузнецовой (ученый секретарь), М. М. Бельковой (казначей). На этом же заседании **Лопатин** сделал сообщение о конференции по применению математики в биологии. В течение года принято в члены ВБО еще 12 человек.

Карельское отделение практикует командировки своих членов на заседания ВБО в Ленинград, ведет переписку с Белорусским отделением ВБО и некоторыми научными учреждениями Чехословакии.

В первой половине 1965 г. Карельское отделение ВБО провело два заседания. 17 февраля состоялось заседание, посвященное истории развития и современному состоянию генетики. Доклады сделали действительные члены ВБО **М. М. Белькова** и **Г. М. Козубов.** На этом заседании обсуждалась также передовая статья в «Ботаническом журнале» № 1. Присутствовало 40 человек, в том числе 25 членов ВБО.

На втором заседании в марте с оригинальным докладом на тему «Анализ изменчивости лугов и прогноз эффективности удобрений на основе принципа эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева» выступили **В. Д. Лопатин** и **В. А. Зайкова.** Доклад вызвал большой интерес и был рекомендован собранием к опубликованию в «Ботаническом журнале». Действительный член ВБО **Л. Д. Музалева** сделала сообщение о поездке в Ленинград на общее собрание ВБО, посвященное памяти Л. А. Иванова.

А. И. Кузнецова.

(Получено 1 XI 1965).

March 1966

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 2/III 1966 г. М-27571. Формат 70×108$^1/_{16}$. Печ. л. 10$^1/_4$ + 3 вкл. ($^3/_8$ п. л.) = = 14.87 усл. печ. л. Бум. л. 5$^5/_{16}$. Уч.-изд. л. 18.58. Тираж 2850. Зак. 686.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12